



Dynamique saisonnière et répartition du Carbone et de l'Azote : de l'organe au peuplement. Rôle des réserves et effets de l'âge chez le chêne sessile (*Quercus petraea*).

Angelique Gilson

► To cite this version:

Angelique Gilson. Dynamique saisonnière et répartition du Carbone et de l'Azote : de l'organe au peuplement. Rôle des réserves et effets de l'âge chez le chêne sessile (*Quercus petraea*).. Ecologie, Environnement. Université Paris Sud - Paris XI, 2015. Français. NNT : 2015PA112038 . tel-01166035

HAL Id: tel-01166035

<https://theses.hal.science/tel-01166035>

Submitted on 22 Jun 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ PARIS-SUD

ÉCOLE DOCTORALE 145 :
SCIENCES DU VÉGÉTAL

Laboratoire : Ecologie, Systématique et Evolution - UMR 8079

THÈSE DE DOCTORAT

BIOLOGIE

par

Angélique GILSON

Dynamique saisonnière et répartition du Carbone et de l'Azote :
de l'organe au peuplement.
Rôle des réserves et effets de l'âge chez le chêne sessile (*Quercus petraea*)

Date de soutenance : 18/03/2015

Composition du jury :

Directeur de thèse :	Eric Dufrêne	Directeur de Recherche (CNRS)
Rapporteurs :	Jean-Christophe Lata Pascale Maillard	Maître de conférences (UPMC) Chargée de Recherche (INRA - Nancy)
Examineurs :	Thierry Améglio Nathalie Frascaria-Lacoste	Directeur de Recherche (INRA - Clermont-Ferrand) Professeur (AgroParisTech)
Membres invités :	Stéphane Bazot Laure Barthes	Maître de conférences (Université Paris-Sud) Maître de conférences (Université Paris-Sud)

Collaborations et contributions

Supervision scientifique

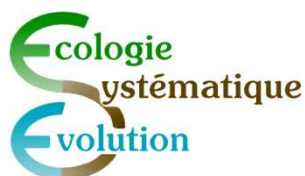
Le travail de recherche réalisé pour cette thèse a été co-encadré par Dr. Eric Dufrêne, directeur de recherche CNRS au laboratoire Écologie, Systématique et Évolution de l'Université Paris-Sud, Dr. Stéphane Bazot, maître de conférences au laboratoire Écologie, Systématique et Évolution de l'Université Paris-Sud et Dr. Laure Barthes, maître de conférences au laboratoire Écologie, Systématique et Évolution de l'Université Paris-Sud.

Collaborations scientifiques

Les analyses biochimiques des sucres solubles et des acides aminés ont été réalisées en collaboration avec l'équipe d'Yves Gibon de l'unité Biologie du Fruit et Pathologie de l'INRA de Bordeaux.

Cadre financier

Cette thèse a été financée par le réseau francilien de recherche sur le développement soutenable (R2DS) de la région Ile-de-France.



C'est par ce manuscrit que s'achève une grande aventure, enrichissante et formatrice, et je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont permis de mener à bien mon projet depuis 2010.

Je tiens tout d'abord à remercier mes encadrants, Eric Dufrêne, Stéphane Bazot et Laure Barthes, pour m'avoir accueillie au sein de l'équipe Ecophysiologie Végétale, confié ce projet de recherche et surtout pour m'avoir transmis toutes vos connaissances. Merci pour votre patience et vos encouragements.

Je remercie sincèrement tous les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail.

Je remercie toutes les personnes travaillant au sein de l'équipe Ecophysiologie Végétale !

Le plus grand des mercis à Chantal Fresneau : merci pour toute ton aide technique concernant la biochimie, ta présence permanente pendant un an à Barbeau, ton aide pour la MAP qui aura laissé des traces... Et j'en passe ! Merci surtout pour ton soutien, tes bons conseils, ta gentillesse, ta joie de vivre, ton écoute et tous les excellents moments passés en ta présence ! Je tiens ensuite à remercier Nicolas Delpierre : merci pour ton implication dans mon projet et pour m'avoir appris les rudiments de CASTANEA. Merci, Claire Damesin, pour ton aide précieuse en forêt, ta bonne humeur et pour toutes nos conversations les plus folles... ! Je te remercie plus que grandement Nathalie Lecat, pour ton écoute et ton soutien, et les moments échangés autour d'une pasta box ! Alice Michelot, merci pour cette première année de thèse passée quasiment 5 à 6 jours sur 7 avec toi, toujours placés sous le signe de la bonne humeur ! Merci également pour ton soutien en-dehors des murs de l'ESE.

Un immense merci à toutes les personnes qui m'ont aidée pendant l'échantillonnage à Barbeau : Stéphane, Laure, Claire, Chantal, Nathalie, Jean-Louis Mabout, Alain Cévéré, Eric, Nicolas et Laurent Vanderbostal pour les prélèvements et les inventaires ; Daniel Berveiller, Louis Mottet, Kamel Soudani et Jean-Yves Pontaillier pour votre aide à Barbeau et au labo, et vos conseils concernant les capteurs, les données météo,... Sans oublier le tour des dendros ! Merci à vous tous pour ces moments inoubliables au milieu de la forêt, équipés d'un fusil, de tarières et de glacières !

Je vous remercie, Zoran Cerovic et Gwendal Latouche, pour votre aide concernant le Dualex ainsi que le Multiplex pour mon projet Fluorythme. Merci également pour vos précieux conseils concernant Endnote, les statistiques,...

Merci à Antoine Farfarana et Louise Audebert pour les dosages et les super moments échangés. Merci également à Amandine Confais pour ton aide sur l'expérimentation en pot. Un grand merci à Michèle Viel et Patricia Le Thuaut pour votre aide précieuse concernant les broyages, votre gentillesse et vos encouragements.

Je remercie tous les anciens doctorants de l'équipe, Touhami, Constance, Sébastien, Gabriel et Alice pour m'avoir montré l'exemple et je souhaite bonne chance aux prochains, Alice Delaporte, Joannès Guillemot, Elodie Merlier et Lydie Blottière !

Je remercie par ailleurs toutes les personnes qui m'ont aidée au cours de mon projet. Je remercie Augusto Zanella pour les profils pédologiques de mes parcelles. Un grand merci à l'équipe d'Yves Gibon de l'INRA de Bordeaux pour la réalisation des dosages des acides aminés et des sucres solubles. Merci au personnel de l'ONF nous permettant de réaliser toutes ces expérimentations à Barbeau. Je tiens également à remercier mon comité de thèse, Pascale Maillard, Valérie Le Dantec et Juliette Bloor, pour ses précieux conseils.

Un immense merci à G1, G2, G3, G6, G8, G9, M5, M7, M8, M12, M14, M15 et P1 à P105 pour vous être, sans choix, sacrifiés pour la science.

Je tiens également à remercier Yves Lévi et Jane Lecomte pour m'avoir confié pendant 3 ans le développement du GEREPS. Il s'agit d'une très belle expérience, grâce à laquelle j'ai beaucoup appris. Un grand merci à toute l'équipe d'ADDOC ! Trois années passées avec vous, avec de beaux projets et de belles rencontres. Merci à mes amis du service arts et culture, Christian Jacquemin, Laurence Lagailarde, Olivier Kahn, Franck Bimbard, Sophie Bigot et à toutes les personnes œuvrant pour le festival CURIOSITAS, pour vos gentilles intentions et votre soutien. Merci à Anaïs et Grégory de Scenocosme pour cette belle rencontre et notre projet artistique commun. Merci également à Nicolas Cardin et Kyriakos Kaziras... Merci pour tout le savoir-faire que vous avez pu me transmettre !

Merci à mes acolytes Rennais Stefaniya, Béatrice, Aurélien et Brivael. Merci pour tout votre soutien et votre aide durant ces 4 dernières années ! Merci à Olympe pour m'avoir accompagnée durant tout mon parcours universitaire ! Merci à l'équipe ERB, Cécilia, Emilie et Malick pour votre accueil et les excellents moments passés en votre compagnie ! Merci à Julien et Céline, pour vos encouragements, et votre soutien ! Merci à Nicolas pour m'avoir accueillie les bras ouverts et toutes tes cartes postales qui m'ont dépayssée comme j'en avais besoin. Merci à la petite Emilie pour tous les moments partagés ! A très vite derrière une crash barrière ! Merci à Enguerrand pour tout ton soutien, ta présence et ton aide.

Merci à ma petite Inès et Roméo pour tous les sourires que vous avez pu me décrocher.

Le plus grand des mercis à ma famille, pour votre soutien depuis le début de mes études, votre présence et votre patience.

Cette thèse présente les travaux que j'ai réalisés traitant des effets de l'âge sur les réserves carbonées et azotées chez le chêne sessile (*Quercus petraea*), suivant deux grands thèmes : i) l'étude des dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés et azotés non structuraux ; ii) la quantification des réserves carbonées et azotées et leur répartition entre les différents organes, à l'échelle de l'arbre et du peuplement.

Ce manuscrit est organisé en cinq chapitres :

Le **chapitre I** est une synthèse bibliographique permettant de replacer ce travail dans son contexte général et de faire un état des connaissances sur les processus de stockage et de remobilisation des réserves ainsi que sur les effets de l'âge de l'arbre sur les flux de carbone et d'azote au sein de l'arbre.

Le **chapitre II** décrit le matériel et les méthodes employés pour réaliser nos objectifs. Il présente notamment l'espèce et le site d'étude, la méthode utilisée pour définir les dates clés de la phénologie foliaire et de la croissance de l'arbre, ainsi que les méthodes de prélèvement des échantillons et les analyses biochimiques utilisées pour doser les concentrations en composés carbonés et azotés de réserve.

Les **chapitres III et IV** sont consacrés aux travaux réalisés pour traiter de chacune des problématiques de cette thèse. Pour chaque chapitre, une brève introduction précise le contexte et les sous-questions relatives à la problématique du chapitre. Le **chapitre III** présente les résultats de l'étude de l'effet de l'âge de l'arbre sur les dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés et azotés, en lien avec les événements phénologiques et de croissance clés de l'arbre. Ce chapitre a fait l'objet d'une publication présentée en Annexe 7. Le **chapitre IV** présente les résultats de l'étude de l'effet de l'âge sur les quantités de réserves carbonées et azotées et leur répartition entre les différents organes de l'arbre. Ce chapitre est constitué d'une sous-partie décrivant précisément les méthodes utilisées pour estimer les biomasses totales et vivantes ainsi que les quantités de réserves de chaque organe de l'arbre pour les trois classes d'âge, à l'échelle de l'arbre dominant et à l'échelle du peuplement.

Le **chapitre V** est une synthèse générale permettant de pointer les principaux résultats et de détailler les champs de recherche ouverts par nos travaux.

SOMMAIRE

Chapitre I - Contexte scientifique et synthèse bibliographique.....	1
1. Contexte général.....	2
2. Stockage et remobilisation du carbone et de l'azote chez les arbres	5
2.1. Définition.....	5
2.2. Nature des réserves carbonées et azotées	6
2.2.1. Les composés carbonés	6
2.2.2. Les composés azotés	8
2.3. Localisation des réserves au sein de l'arbre.....	9
2.4. Rôles et dynamiques saisonnières des réserves carbonées et azotées.....	11
2.4.1. Remobilisation printanière	11
2.4.2. Remplissage durant la saison de végétation	13
2.4.3. Utilisation hivernale des réserves.....	15
2.5. Facteurs influençant les teneurs en réserves.....	16
3. Effet de l'âge sur les flux de carbone et d'azote.....	18
3.1. Croissance	19
3.1.1. Augmentation de la contrainte hydraulique.....	20
3.1.2. Diminution de la disponibilité en nutriments du sol.....	21
3.1.3. Densité du peuplement	22
3.1.4. Modification dans l'allométrie entre la biomasse aérienne et la biomasse racinaire.....	22
3.2. Respiration.....	23
3.3. Fructification	23
3.4. Défense.....	24
3.5. Réserves.....	24
4. Objectifs de la thèse	26

Chapitre II - Matériels et Méthodes	29
1. Description de l'espèce étudiée : le chêne sessile.....	30
1.1. Description générale.....	30
1.2. Phénologie	30
1.3. Anatomie et croissance du bois du chêne sessile.....	31
2. Site d'étude	32
3. Dispositif expérimental	33
3.1. Choix des parcelles d'étude	33
3.2. Description des parcelles d'étude.....	35
4. Inventaire des parcelles	36
5. Estimation de la croissance en hauteur des arbres échantillonnés	37
6. Protocole d'échantillonnage.....	37
7. Caractérisation de la phénologie et de la croissance des différentes parcelles.....	39
7.1. Croissance radiale du tronc.....	39
7.2. Débourrement.....	39
7.3. Maturation foliaire	41
7.3.1. Indice de surface foliaire	41
7.3.2. Masse foliaire par unité de surface (LMA)	43
7.4. Jaunissement foliaire.....	43
8. Choix des dates phénologiques clés pour les analyses biochimiques	44
9. Quantification des composés carbonés et azotés.....	46
9.1. Les composés carbonés	46
9.2. Les composés azotés	47
9.3. C et N totaux	47
10. Statistiques.....	48

Chapitre III - Effet de l'âge de l'arbre sur les dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés et azotés de réserve chez le chêne sessile.....	49
1. Introduction.....	50
2. Résultats.....	53
2.1. Effet de l'âge de l'arbre et de la date d'échantillonnage sur les dynamiques saisonnières globales des composés carbonés et azotés.....	53
2.2. Schémas généraux et effet de l'âge sur les dynamiques saisonnières	53
2.2.1. Les composés carbonés	53
2.2.1.1. Remobilisation du C entre l'hiver 2011 et le débourrement.....	53
2.2.1.2. Formation des réserves carbonées durant la saison de végétation, entre le débourrement et le jaunissement	57
2.2.1.3. Utilisation hivernale du C : entre le jaunissement et l'hiver 2012	59
2.2.2. Les composés azotés	61
2.2.2.1. Remobilisation de l'N entre l'hiver 2011 et le débourrement	61
2.2.2.2. Dynamiques des composés azotés durant la saison de végétation : du débourrement au jaunissement	63
2.2.2.3. Remplissage des réserves azotées à l'automne et utilisation hivernale : entre le jaunissement et l'hiver 2012.....	66
3. Discussion.....	67
3.1. Effet de l'âge de l'arbre sur la remobilisation des composés carbonés et azotés au début du printemps.....	67
3.1.1. Les composés carbonés	67
3.1.2. Les composés azotés	69
3.2. Effet de l'âge de l'arbre sur les dynamiques des composés azotés et carbonés durant la saison de végétation.....	70
3.2.1. Les composés carbonés	70
3.2.2. Les composés azotés	72
3.3. Effet de l'âge de l'arbre sur l'utilisation hivernale des composés carbonés et azotés	73
3.3.1. Les composés carbonés	73
3.3.2. Les composés azotés	74
4. Conclusion.....	74

Chapitre IV - Effet de l'âge sur les quantités de composés carbonés et azotés de l'arbre dominant et du peuplement, et leur répartition au sein de la biomasse 77

1. Introduction..... 78

2. Matériel et méthodes..... 81

2.1. Abattages des arbres pour l'établissement des relations allométriques 81

2.1.1. Fourré 81

2.1.2. Gaulis..... 81

2.1.3. Futaie 82

2.2. Estimation des biomasses des différents organes d'un arbre dominant du peuplement .. 82

2.2.1. Choix des arbres pour les estimations des biomasses des différents organes..... 82

2.2.1. Relations allométriques pour les estimations des biomasses des organes de l'arbre..... 83

2.3. Calcul des quantités de réserves (C, N) par organe et par arbre 97

2.4. Estimation des biomasses par organe à l'échelle du peuplement forestier 99

2.4.1. Démarche générale pour l'estimation des biomasses des différents organes 99

2.4.2. Méthodes de calcul des biomasses des arbres de chaque peuplement..... 99

2.5. Calcul des quantités de réserves (C, N) à l'échelle du peuplement forestier..... 106

2.6. Modalités d'étude de la répartition des biomasses et des réserves au sein de l'arbre..... 106

2.7. Analyses statistiques..... 107

3. Résultats 109

3.1. Quantification des biomasses, à l'échelle de l'arbre dominant et à l'échelle du peuplement..... 109

3.1.1. Effet de l'âge sur les biomasses de l'arbre et du peuplement..... 109

3.1.1.1. Evolution avec l'âge des biomasses (vivante + duramen) de l'arbre et du peuplement 109

3.1.1.2. Evolution avec l'âge des biomasses vivantes de l'arbre et du peuplement 111

3.1.2. Effet de l'âge sur la répartition des biomasses entre les différents organes de l'arbre, à l'échelle de l'arbre dominant et à l'échelle du peuplement..... 117

3.1.2.1. Répartition de la biomasse (vivante + morte) de l'arbre et du peuplement entre les différents organes 117

3.1.2.2. Répartition de la biomasse vivante de l'arbre et du peuplement entre les différents organes 119

3.1.3. Evolution de la biomasse vivante ligneuse de l'arbre et du peuplement entre la maturité foliaire et l'hiver 2012..... 120

3.2. Quantification des composés carbonés et azotés au sein de la biomasse vivante, à l'échelle de l'arbre dominant et du peuplement	123
3.2.1. Effet de l'âge sur les quantités de composés carbonés et azotés de l'arbre et du peuplement	123
3.2.2. Effet de l'âge sur la répartition des composés carbonés et azotés entre les différents organes, à l'échelle de l'arbre dominant et à l'échelle du peuplement.....	129
3.2.2.1. Les composés carbonés	129
3.2.2.2. Les composés azotés.....	137
3.2.3. Evolution des quantités de composés carbonés et azotés de l'arbre et du peuplement entre la maturité foliaire et l'hiver 2012.....	144
3.2.3.1. Les composés carbonés	144
3.2.3.2. Les composés azotés.....	146
4. Discussion.....	149
4.1. Effet de l'âge sur la biomasse totale et sa répartition entre les organes.....	149
4.1.1. Effet sur la biomasse de l'arbre et du peuplement.....	149
4.1.2. Effet de l'âge sur la répartition de la biomasse entre les différents organes	150
4.2. Effet de l'âge sur la biomasse vivante et sa répartition entre les organes	152
4.2.1. Effet de l'âge sur les biomasses vivantes	153
4.2.2. Effet de l'âge sur la répartition de la biomasse vivante entre les différents organes...	154
4.3. Effet de l'âge sur la croissance de la biomasse vivante entre la maturité foliaire et l'hiver 2012.....	157
4.4. Effet de l'âge sur les réserves carbonées et azotées	159
4.4.1. Effet de l'âge sur les quantités de réserves.....	159
4.4.2. Effet de l'âge sur la répartition des réserves entre les biomasses vivantes	161
4.4.3. Effet de l'âge sur l'accumulation des réserves au sein de la biomasse vivante entre la maturité foliaire et l'hiver 2012.....	164
5. Conclusion.....	165

Chapitre V – Discussion générale et perspectives	167
Bibliographie.....	177
Annexe 1 – Dynamiques saisonnières des principaux traits foliaires	202
Annexe 2 – Dynamiques saisonnières de la croissance radiale et en hauteur des arbres dominants du peuplement.....	206
Annexe 3 – Protocole d'extraction de la fraction soluble et de l'amidon d'après Damesin et Lelarge (2003)	207
Annexe 4 – Protocole de dosage du glucose, fructose et sucrose : méthode enzymatique de Stitt <i>et al.</i> (1989)	209
Annexe 5 – Protocole d'extraction et de dosage des protéines de Bazot <i>et al.</i> (2013)	211
Annexe 6 – Protocole de dosage des acides aminés par la méthode de fluorescence de Bantan-Polak <i>et al.</i> (2001)	212
Annexe 7 – Seasonal changes in carbon and nitrogen compound concentrations in a <i>Quercus petraea</i> chronosequence.....	213
Annexe 8 – Dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés et azotés du tronc et des grosses racines des arbres de la futaie	251
Liste des abréviations et des acronymes.....	255
Liste des figures et des tableaux.....	259

Chapitre I - Contexte scientifique et synthèse bibliographique

1. Contexte général

Dans le contexte des changements globaux, l'étude du fonctionnement des forêts est un enjeu majeur pour évaluer les conséquences de l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique et de l'évolution du climat sur la capacité de séquestration du carbone (C) par les écosystèmes forestiers.

Entre les années 1750 et 2011, la teneur moyenne en CO₂ atmosphérique est passée de 275 à 391 ppmv (Saugier, 1999 ; IPCC, 2013). Les émissions de CO₂ actuelles sont principalement dues à la combustion du carbone fossile (charbon, pétrole, gaz naturel) et aux changements d'usage de terre, comme la déforestation. Ces émissions sont ainsi passées de 4 à 10.5 PgC/an (1 PgC = 10¹⁵ gC) entre 1960 et 2011 (IPPC, 2013). Cependant, seulement la moitié de ces émissions reste dans l'atmosphère, l'autre moitié est fixée, en quantité à peu près égale, par les écosystèmes océaniques et terrestres (Robert et Saugier, 2003 ; IPCC, 2007).

Les services écosystémiques rendus par les forêts sont considérables. Elles sont source de biodiversité, de production de bois, de protection des habitations, des sols et des nappes phréatiques (évitent les avalanches, les glissements de terrain ou encore l'érosion des sols). Les forêts tiennent surtout une place centrale dans le cycle global du C (Ceulemans et Mousseau, 1994 ; Roberntz et Linder., 1999).

Les forêts occupent 3.8 milliards d'hectares de la surface terrestre et renferment 40 % du stock de C de la biosphère continentale (Saugier et Roy, 2001 ; Sabine *et al.*, 2004 ; FAO, 2007), constituant ainsi le stock de C terrestre le plus important. Les forêts tempérées couvrent quant à elles environ 570 millions d'hectares (soit 15 % de la surface forestière terrestre, FAO, 2010), et renferment 119 PgC (soit 14 % du stock de C des forêts au niveau mondial) (Pan *et al.*, 2011). Le C stocké dans les arbres varie suivant les espèces forestières et les sols de 23 à 82 % du stock total de C de l'écosystème (Vande Walle *et al.*, 2001). En moyenne, 59 % du C séquestré dans les écosystèmes forestiers sont retrouvés dans la matière organique du sol et la litière (Pan *et al.*, 2011).

L'importance des forêts dans la séquestration du C est, en grande partie, le résultat du métabolisme carboné des arbres, qui est central pour le développement de la plante. En effet, la photosynthèse permet aux végétaux chlorophylliens de fixer le CO₂ atmosphérique, assurant ainsi la biosynthèse de composés carbonés, indispensables à la construction de la biomasse structurale, et fournissant l'énergie nécessaire aux métabolismes liés à la

construction et l'entretien des tissus (Sala *et al.*, 2012). Bien que ne représentant que 1 à 3 % de la matière sèche végétale, l'azote (N) joue également un rôle essentiel dans le fonctionnement d'un arbre puisqu'il permet la synthèse de composés indispensables au développement et à la survie de la plante, tels que les acides nucléiques, les acides aminés, les protéines, les chlorophylles ou encore les alcaloïdes (Morot-Gaudry, 1997). De nombreuses études ont à ce jour montré une étroite interaction entre les métabolismes carboné et azoté de l'arbre. L'assimilation du C par la plante mobilise une part importante de son stock d'N, qui est fortement investi dans son appareil photosynthétique. En effet, la participation de molécules azotées telles que les pigments photosynthétiques, la Rubisco ou encore les enzymes du cycle de Calvin est indispensable à la photosynthèse. Les feuilles peuvent contenir plus de 50% de l'N total de l'arbre (Dickson, 1989) et environ 75 % de l'N foliaire est investi dans l'appareil photosynthétique (Ferrario *et al.*, 2001), dont environ 50 % correspondent à la Rubisco (Kang *et al.*, 1982 ; Stitt et Krapp, 1999). Le nitrate et l'ammonium du sol sont absorbés par les racines des plantes. Une grande partie du nitrate absorbé doit être réduit en ammonium pour être assimilé par la plante et entrer dans les voies de synthèse des acides aminés et des protéines (Morot-Gaudry, 1997). L'assimilation de l'N nécessite alors des squelettes carbonés, de l'énergie et du pouvoir réducteur (ATP, NADPH) fournis par le métabolisme du C par le biais de la photosynthèse et de la respiration (Ferrario *et al.*, 2001). Une co-régulation et un ajustement entre les assimilations du C et de l'N au sein de la plante ont généralement lieu afin de maintenir un équilibre et de permettre le développement du végétal (Martins-Louçao et Cruz, 1999 ; Ferrario *et al.*, 2001). L'N est un facteur limitant la fixation du C dans de nombreux écosystèmes forestiers (Dickson, 1989 ; Tamm, 1991 ; Conroy, 1992 ; Dyckmans et Flessa, 2002).

De par l'étroite interaction entre les métabolismes carboné et azoté de l'arbre, il est primordial d'étudier ces métabolismes de manière couplée pour mieux comprendre le fonctionnement des forêts et leur réponse aux changements globaux.

L'augmentation de l'utilisation d'engrais azotés en agriculture, l'élevage intensif ou encore la hausse de l'exploitation des combustibles fossiles engendrent, outre une augmentation des rejets carbonés, une augmentation des rejets azotés dans l'atmosphère (Scolow, 1999). Ainsi entre 1860 et 2005, l'émission globale d'N réactif d'origine anthropique est passée de 15 TgN/an à 210 TgN/an (Galloway *et al.*, 2002 ; IPCC, 2013). En 2005, les émissions anthropogéniques de NH₃, NO_x et N₂O représentaient respectivement 40.1, 37.5 et 6.9 TgN/an (1 TgN = 10⁹ gN) du bilan global total de l'N (soit respectivement 77, 79 et 39 % des

émissions atmosphériques totales) (IPPC, 2013). L'agriculture est la principale source de ces émissions (environ 50 %), suivie des combustions industrielles (15 %) (Krupa, 2003). Cet azote est transformé et dispersé pour ensuite former des dépôts atmosphériques secs ou humides, principalement de nitrate et d'ammonium (Schleppi *et al.*, 2006). Les forêts européennes reçoivent alors par ce biais entre 1 kgN/ha/an et 60 kg/ha/an (MacDonald *et al.*, 2002).

L'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique stimule la croissance des arbres (Eamus et Jarvis, 1989 ; Ceulemans et Mousseau, 1994 ; Atkinson, 2000 ; Vizoso, 2004) et est généralement associée à une diminution de la concentration en N des plantes (Conroy, 1992 ; Coleman *et al.*, 1993 ; Ceulemans et Mousseau, 1994 ; Poorter *et al.*, 1997). Par ailleurs, des conditions de fertilisation azotée sub-optimale ont des effets similaires à ceux des concentrations en CO₂ élevées pour la croissance de la plante (Hofstra *et al.*, 1985 ; Waring et Schlesinger, 1985 ; Rufty *et al.*, 1988 ; Fichtner *et al.*, 1993 ; Den Hertog *et al.*, 1998) et l'effet combiné de l'augmentation du CO₂ et de l'apport en N renforce les effets individuels de chacun des facteurs (Bowler et Press, 1996 ; Baxter *et al.*, 1997 ; Ferrario-Mery *et al.*, 1997 ; Geiger *et al.*, 1999). Une connaissance plus approfondie du rôle de l'N dans le contrôle de la réponse des plantes à l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique est cependant nécessaire. Il est de plus important de se questionner sur l'effet des augmentations des dépôts azotés sur la capacité de l'N à soutenir la capacité de séquestration du C des forêts tempérées dans un futur proche (Murty et McMurtrie, 2000 ; Hungate *et al.*, 2003).

Ainsi, l'augmentation de la teneur en CO₂ atmosphérique, des dépôts azotés et l'allongement du cycle de végétation (conséquence de l'augmentation des températures moyennes) ont eu pour résultat une augmentation forte de la productivité (accroissement de la biomasse exprimée en masse de C par unité de surface de sol et par unité de temps) des forêts depuis 1850 (Thimonier *et al.*, 1994). Cependant, cette tendance pourrait s'inverser face aux changements climatiques. En effet, l'augmentation des sécheresses provoque une baisse de la productivité des écosystèmes forestiers, qui peuvent alors devenir des sources de C au lieu de puits (Ciais *et al.*, 2005 ; Granier *et al.*, 2007). Les sécheresses peuvent aussi induire des dépérissements, qui sont déjà observés chez de nombreuses espèces (Williams *et al.*, 2013).

Certains autres processus influençant la productivité des forêts ont fait l'objet de nombreuses investigations. Il est bien connu que la productivité des forêts diminue avec le vieillissement du peuplement (Adrian, 1945 ; Kira et Shidei, 1967 ; Hamilton et Christie, 1971 ; Bouchon, 1974 ; Gower *et al.*, 1996 ; Genet *et al.*, 2010). Ce déclin peut résulter tout d'abord d'une

diminution de l'assimilation du C par le couvert. Cette première cause probable a fait l'objet de plusieurs travaux tels que l'étude de l'effet de l'âge sur la taille du compartiment photosynthétique, le niveau de contrainte hydraulique ou encore la disponibilité en nutriments (Bond, 2000 ; Ryan *et al.*, 2004, pour synthèse). Le déclin de la productivité pourrait également être le résultat d'une modification avec l'âge de l'allocation de la ressource entre les principales fonctions puits : croissance, respiration, stockage, reproduction et défense, comme supposé par Genet *et al.* (2010). Toutefois, les effets de l'âge sur la gestion des composés non structuraux carbonés et azotés restent inconnus.

Dans les parties suivantes, nous dressons un bref état des lieux des connaissances sur les processus de stockage et d'utilisation des ressources carbonées et azotées chez les arbres. Nous cherchons plus précisément à mettre en évidence ce que nous savons à l'heure actuelle de l'effet de l'âge de l'arbre sur l'allocation des ressources carbonées et azotées entre les différentes fonctions puits (stockage, croissance, reproduction, respiration, défense).

2. Stockage et remobilisation du carbone et de l'azote chez les arbres

La forte saisonnalité du climat tempéré et le caractère pérenne des espèces ligneuses forestières impliquent une gestion particulière des ressources carbonées et azotées par l'arbre, nécessitant la mise en place de mécanismes permettant un recyclage efficace durant le cycle de développement. Un de ces mécanismes est le stockage carboné et azoté.

2.1. Définition

Il existe plusieurs définitions du stockage des ressources chez les plantes dans la littérature. Selon Millard *et al.* (1988), pour l'azote, le stockage a lieu lorsqu'un composé azoté peut être remobilisé d'un tissu pour la croissance ou l'entretien d'un autre. Actuellement, la définition proposée par Chapin *et al.* (1990), pour le carbone, est la plus utilisée. Elle distingue trois différents types de stockage :

- La mise en réserve : les composés sont mis en réserve de manière active et régulée avant d'être remobilisés pour la croissance ou l'entretien. Le stockage est considéré comme un puits directement en compétition avec la croissance, l'entretien ou la reproduction.

- l'accumulation : elle correspond à l'augmentation des composés qui ne favorise pas directement la croissance. Elle résulte d'un excès en nutriments par rapport aux besoins de la plante pour sa croissance, son entretien ou sa reproduction.
- le recyclage : il est considéré comme une conséquence du turn-over métabolique. Ce processus correspond à une réutilisation des composés dont la fonction physiologique contribue directement à la croissance ou la défense mais qui peuvent être aussi utilisés pour une croissance et un entretien de la plante ultérieurs. Ainsi le processus de transfert des protéines foliaires dans les compartiments pérennes de la plante au moment du jaunissement en automne est considéré comme du recyclage.

Néanmoins, certaines définitions considèrent que le stockage est restreint à des composés spécifiques qui ne peuvent être mobilisés que pour la biosynthèse structurale, d'autres excluent complètement le phénomène d'accumulation de la mise en réserve (Chapin *et al.*, 1990).

Dans notre étude, nous considérons que les réserves correspondent à des composés spécifiquement et activement stockés et pouvant être remobilisés ultérieurement pour participer à la croissance de nouveaux organes mais aussi à l'entretien et à la reproduction de la plante.

2.2. Nature des réserves carbonées et azotées

2.2.1. Les composés carbonés

Les réserves carbonées sont principalement des composés carbonés non structuraux (TNC). Elles peuvent constituer 35% de la matière sèche chez de jeunes plants feuillus (Nelson et Dickson, 1981 ; Tromp, 1983 ; Dickson, 1989). L'amidon est généralement la forme la plus abondante et privilégiée pour le stockage de carbone (Nelson et Dickson, 1981 ; Dickson, 1989 ; Hoch, 2007). Les sucres solubles participent également au stockage du C, mais généralement en plus faible proportion. Les sucres solubles regroupent les monosaccharides, les disaccharides ou encore les oligosaccharides. Le saccharose, le glucose et le fructose sont généralement les formes les plus abondantes chez les plantes (Hoch, 2007). Le saccharose représente environ 75% de la fraction des sucres, le glucose et le fructose représentent à eux deux environ 20% (Kramer et Kozlowski, 1979). Certains sucres solubles tels que le raffinose, le stachyose et le sorbitol peuvent être également produits en conditions de faibles

températures (Williams et Raese, 1974 ; Sauter, 1988b ; Cox et Stushnoff, 2001). En effet, les sucres solubles sont des agents osmotiques importants qui permettent de limiter les effets d'un déficit hydrique en abaissant le potentiel hydrique cellulaire (Chaves, 1991) et d'abaisser le point de congélation des tissus (Sakai et Larcher, 1987 ; Wanner et Junttila, 1999 ; Uemura *et al.*, 2003). Ainsi, les arbres tempérés ont développé des mécanismes de défense particuliers pour résister aux dommages causés par les températures froides. L'un de ces mécanismes est la conversion de l'amidon, insoluble, en sucres solubles pour éviter le gel des cellules (Sakai, 1962 ; Schrader et Sauter, 2002 ; Morin *et al.*, 2007).

D'autres composés carbonés, tels que les hémicelluloses et les lipides, participent au stockage du C. Par exemple, les hémicelluloses sont des polysaccharides structuraux, qui représentent plus de 35 % de la matière sèche dans le bois secondaire de certaines espèces ligneuses (Garrote *et al.*, 1999). Certaines classes d'hémicelluloses sont moins liées aux fibres de cellulose (Morrison, 1980), ce qui leur confère une fonction différente que les hémicelluloses internes des parois cellulaires (Sun *et al.*, 2004 ; Hoch, 2007). Ainsi, certains hémicelluloses peuvent être utilisés comme réserves carbonées, remobilisées lorsque l'apport en C par la photosynthèse est réduit, ou pouvant être recyclés avant la chute des feuilles en automne (Schadel *et al.*, 2009).

Certaines espèces, comme le pin des Alpes (*Pinus cembra*), accumulent également des lipides neutres dans leurs tissus ligneux, dont les concentrations peuvent être supérieures à celles des TNC (Kozlowski et Pallardy, 1997 ; Hoch *et al.*, 2002). Selon la classification de Sinnott (1918), ces arbres sont appelés des « fat trees », en opposition avec les « starch trees » tels que le chêne sessile (*Quercus petraea*) ou le hêtre (*Fagus sylvatica*). Toutefois, des études chez le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) ont montré que les fat trees ont une concentration en lipides forte, sans que celle-ci ne varie au cours de l'année (Fischer et Holl, 1992 ; Hoch *et al.*, 2003). Ces composés seraient alors une forme de stockage du C dans les fruits et les graines plutôt que dans les compartiments végétatifs de la plante, puisqu'aucune remobilisation n'a été observée (Vizoso, 2004). Par exemple, les lipides constituent jusqu'à 50 % de la masse sèche des graines chez certains conifères (Feirer *et al.*, 1989 ; Kovac et Kregar, 1989 ; Krasowski et Owens, 1993).

Les protéines solubles et les acides aminés peuvent être également des composés carbonés de stockage (Gebbing *et al.*, 1998 ; Valenzuela Nunez *et al.*, 2011). En effet, les protéines contiennent entre 32 et 65 % de C, selon leur composition en acides aminés.

2.2.2. Les composés azotés

Les réserves azotées, constituées de composés azotés non structuraux (TNNC), sont beaucoup moins abondantes que les réserves carbonées. En effet, l'azote constitue moins de 1% de la matière sèche d'un arbre (Dubroca, 1983 ; Sauter *et al.*, 1989 ; Cheng et Fuchigami, 2002). Les acides aminés ainsi que les protéines sont les principales formes de réserves azotées (Dickson, 1989).

Les acides aminés sont des molécules organiques de petite taille en grande partie solubles dans l'eau et de formule $H_2N-CHR-COOH$ (Morot-Gaudry, 1997). Ils sont les précurseurs de nombreux composés organiques azotés essentiels tels que des amides, les protéines, les acides nucléiques, des alcaloïdes, les chlorophylles, ou encore des composés organiques non azotés tels que les lignines. Les acides aminés sont, de plus, la forme privilégiée pour le transport de l'N entre les sites sources et les sites puits (Millard, 1988). Ils peuvent être le composé de stockage majoritaire chez certaines espèces. En effet, chez la vigne (*Vitis vinifera*), l'arginine représente plus de 60 % de l'N soluble dans les racines (Schaller *et al.*, 1989 ; Zapata, 1998). Les acides aminés considérés comme étant les plus abondants chez les espèces ligneuses sont l'arginine, l'asparagine, la glutamine et la proline (Taylor, 1967 ; Dickson, 1989).

Le rôle des protéines dans le stockage de l'azote a été bien étudié chez les espèces fruitières (Kang *et al.*, 1982 ; Titus et Kang, 1982 ; Tagliavini *et al.*, 1997 ; Millard *et al.*, 1998 ; Tagliavini *et al.*, 1998 ; Malaguti *et al.*, 2001 ; Neilsen *et al.*, 2001 ; Cheng et Fuchigami, 2002 ; Grassi *et al.*, 2002 ; Quartieri *et al.*, 2002 ; Guak *et al.*, 2003 ; Millard *et al.*, 2006 ; Jordan *et al.*, 2012), mais beaucoup moins chez les espèces forestières (Stepien *et al.*, 1994 ; Vizoso, 2004 ; Valenzuela Nunez, 2006 ; El Zein, 2011 ; Bazot *et al.*, 2013). D'après Morot-Gaudry (1997), une protéine est qualifiée de protéine réserve si sa concentration présente des variations au cours d'une saison de végétation. L'N structurel ne présente pas de variation saisonnière (Terziev *et al.*, 1997). Ainsi, les protéines structurelles ne participent pas au stockage azoté. Les protéines solubles sont la principale forme de stockage azoté chez les arbres (Kang *et al.*, 1982 ; Tagliavini *et al.*, 1998 ; Valenzuela Nunez, 2006 ; Millard et Grelet, 2010 ; Bazot *et al.*, 2013). Les protéines spécialisées dans le stockage de l'azote dans les tissus végétatifs sont appelées des « Vegetative Storage Proteins » (VSP). Ces protéines, représentant moins de 5 % des protéines totales, sont localisées dans de petites vacuoles

déshydratées et permettent d'assurer les besoins en N requis pour la croissance (Staswick, 1994).

2.3. Localisation des réserves au sein de l'arbre

Chez les espèces ligneuses, à l'échelle cellulaire, le stockage des réserves est réalisé dans les cellules vivantes, non spécialisées (Tromp, 1983). Les composés de réserve sont stockés dans les cellules parenchymateuses, à proximité des tissus vasculaires (Tromp, 1983 ; Sauter et Vancleve, 1994), permettant un transfert rapide au sein de la plante. On les trouve dans le cambium ainsi que dans les parenchymes du xylème et du phloème (Fischer et Holl, 1992 ; Witt et Sauter, 1994). Au sein de la cellule, les réserves sont retrouvées dans les plastes ou les vacuoles (Chapin *et al.*, 1990).

Les arbres, contrairement aux espèces non ligneuses, n'ont pas de structures spécialisées dans le stockage des ressources telles que les tubercules ou les rhizomes. Les réserves sont généralement stockées et peuvent être remobilisées dans tous les organes de l'arbre chez les espèces ligneuses (Hoch *et al.*, 2003 ; Wurth *et al.*, 2005 ; Palacio *et al.*, 2008 ; Spann *et al.*, 2008). En revanche, tous ne participent pas au stockage avec la même importance.

En terme de concentration, les grosses racines sont généralement le compartiment pérenne de l'arbre privilégié pour le stockage du C et de l'N (Kang *et al.*, 1982 ; Tromp, 1983 ; Lacointe, 2000 ; Ludovici *et al.*, 2002 ; Barbaroux *et al.*, 2003 ; Valenzuela Nunez *et al.*, 2011 ; Bazot *et al.*, 2013). Les branches les plus jeunes peuvent également être très concentrées en réserves carbonées et azotées (Sauter *et al.*, 1989 ; Barbaroux, 2002 ; Hoch *et al.*, 2003 ; Valenzuela Nunez *et al.*, 2011 ; Bazot *et al.*, 2013). Il s'agit d'un stockage dans les organes sources qui sont situés au plus près des organes puits à croissance rapide (les feuilles, les nouvelles branches et les racines fines), permettant une remobilisation rapide lors de la reprise de croissance (Matsuura *et al.*, 2001 ; Cerasoli *et al.*, 2004 ; Bazot *et al.*, 2013). Le stockage et la remobilisation des réserves carbonées et azotées dépendent grandement de la distance entre les tissus de l'arbre. L'âge des tissus est aussi un élément déterminant dans le processus de stockage des réserves. En effet, plusieurs études ont montré que les concentrations en composés de réserves carbonées et azotées diminuaient de l'extérieur vers l'intérieur du tronc (Fischer et Holl, 1992 ; Barbaroux et Bréda, 2002 ; Hoch *et al.*, 2003 ; El Zein *et al.*, 2011b) :

les cernes les plus récents, au plus proche des vaisseaux conducteurs, sont les plus concentrés en TNC et en TNNC.

Les tissus phloémiens sont un compartiment privilégié dans le stockage de l'azote, où des VSP, alors appelées BSP (pour Bark Storage Proteins), sont stockées à l'automne (Titus et Kang, 1982 ; Titus, 1989 ; Stepien *et al.*, 1994 ; Marmann *et al.*, 1997 ; Gomez et Faurobert, 2002 ; Cooke et Weih, 2005).

Il a également été montré que les racines fines (dont la durée de vie est variable au cours de l'année, Ponti *et al.*, 2004) ont un comportement dit égoïste vis-à-vis des réserves carbonées. Elles utilisent majoritairement leurs réserves localement (Barbaroux et Bréda, 2002), mais peuvent parfois contribuer à la croissance des autres organes aériens (Matsuura *et al.*, 2001).

Enfin, les feuilles sont un compartiment de stockage transitoire du C, de l'ordre de la journée (Trethewey et Smith, 2000). Par ailleurs, la Rubisco est considérée comme une réserve d'N durant toute la durée de vie des feuilles (Kang *et al.*, 1982). Chez les plantes en C3, le turnover de cette enzyme est d'environ deux semaines (Hirel et Gallais, 2006). Lors de la sénescence foliaire, la Rubisco des feuilles est dégradée et les acides aminés issus de cette dégradation sont transférés dans les autres organes pour contribuer au stock de réserves azotées de l'arbre (Titus et Kang, 1982).

La localisation des réserves carbonées et azotées au sein des organes de l'arbre peut également dépendre de la nature biochimique des composés. Des études ont par exemple montré que le stockage sous forme d'acides aminés serait privilégié dans les racines, contrairement au tronc où les réserves seraient plutôt stockées sous forme de protéines (Tromp, 1983 ; Cheng et Fuchigami, 2002 ; Valenzuela Nunez, 2006).

Toutefois, la répartition des réserves est principalement déterminée par la biomasse de l'organe (Kozlowski, 1992). Ainsi, bien que les racines et les jeunes pousses soient les plus riches en réserves, le tronc est généralement le compartiment principal de stockage du C et de l'N en raison de sa forte biomasse (Bartelink, 1998 ; Grulke et Retzlaff, 2001 ; Barbaroux, 2002).

2.4. Rôles et dynamiques saisonnières des réserves carbonées et azotées

2.4.1. Remobilisation printanière

Les réserves carbonées

Au printemps, lors du débourrement, une diminution des concentrations en TNC des organes pérennes a lieu chez les espèces ligneuses (Barbaroux *et al.*, 2003 ; Hoch *et al.*, 2003 ; Spann *et al.*, 2008 ; Schadel *et al.*, 2009 ; Millard et Grelet, 2010 ; El Zein *et al.*, 2011b ; Bazot *et al.*, 2013) (Figure I.1). Les réserves carbonées sont essentiellement mobilisées pour la croissance des nouveaux organes (feuilles, branches et racines fines) (Kramer et Kozlowski, 1979 ; Gansert et Sprick, 1998), mais aussi pour la croissance et l'entretien des autres organes pérennes. Chez une espèce décidue, le chêne sessile, la remobilisation de l'amidon a lieu dès le début du débourrement et se poursuit environ pendant un mois (Barbaroux et Bréda, 2002). Durant cette période, les réserves carbonées du chêne sessile atteignent leur minimum sans toutefois être entièrement utilisées (Barbaroux, 2002 ; El Zein *et al.*, 2011b ; Bazot *et al.*, 2013). En effet, la concentration en amidon diminue généralement pour atteindre une valeur d'environ 2 à 3 % de matière sèche contre en moyenne 7 à 15 % durant la saison de végétation (Barbaroux et Bréda, 2002 ; Bazot *et al.*, 2013). Chez les espèces sempervirentes, Hoch *et al.* (2003) montrent une diminution de la concentration en TNC des branches de presque 40 % entre avril et juin chez le sapin blanc (*Abies alba*), tandis que, chez le pin sylvestre, seule la concentration en TNC du tronc diminue au débourrement. Chez le pin sylvestre, une diminution de plus de 50 % de la concentration en amidon des aiguilles d'un an a également été observée lors de la croissance printanière (Fischer et Holl, 1991). Toutefois, d'autres auteurs montrent que la remobilisation des réserves carbonées pour le développement de la nouvelle pousse a une importance mineure chez les espèces sempervirentes, car le système photosynthétique persiste d'une année à l'autre. Ainsi, Hansen *et al.* (1996) mettent en évidence que la fourniture du C pour le débourrement est assurée exclusivement par les néo-assimilats produits par les aiguilles âgées d'un an chez le pin sylvestre. La diminution de la concentration en TNC des organes pérennes observée chez les espèces sempervirentes peut alors être moins le résultat de la remobilisation que de la diminution du flux des photosynthétats qui leur est allouée alors que la force de puits de la nouvelle pousse augmente (Cerasoli, 2002).

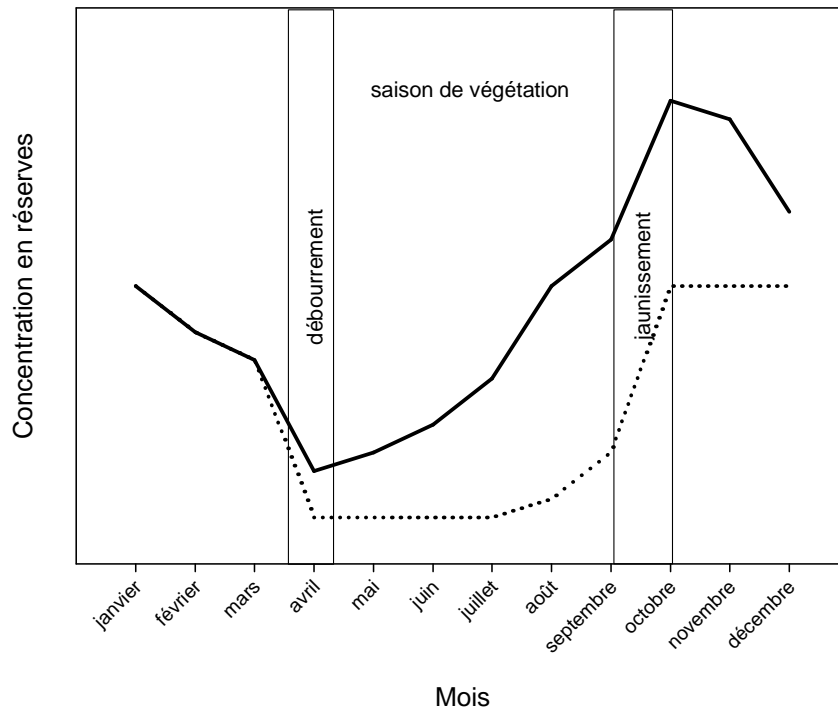


Figure I.1. Schéma représentatif des dynamiques saisonnières des composés carbonés (ligne pleine) et azotés (ligne interrompue) au cours d'une année chez les espèces décidues, d'après la littérature (Barbaroux, 2002 ; Hoch *et al.*, 2003 ; Valenzuela Nunez, 2006 ; Millard et Grelet, 2010 ; El Zein, 2011 ; Bazot *et al.*, 2013).

Les réserves azotées

La remobilisation printanière des réserves azotées est également courante chez de nombreuses espèces décidues et sempervirentes (Gomez et Faurobert, 2002 ; Grassi *et al.*, 2002 ; Millard et Grelet, 2010) (Figure I.2). Cette remobilisation de l'N est généralement observée depuis le début du débourrement et se poursuit jusqu'à ce que la concentration en réserves azotées atteigne un minimum à la fin de la croissance de la nouvelle pousse (Sauter et Wellenkamp, 1998). La remobilisation des TNNC au printemps est quasiment totale, à l'échelle de l'arbre (Millard et Proe, 1993 ; Millard, 1996), ou à l'échelle de certains organes, comme chez les jeunes branches par exemple (Sauter et Vancleve, 1994 ; Sauter et Wellenkamp, 1998). Lors de la reprise du flux de sève, une absorption printanière de l'N du sol contribue également à l'établissement et la croissance des nouvelles pousses (El Zein *et al.*, 2011a). Il existe peu d'études sur les dynamiques saisonnières des composés azotés chez les espèces sempervirentes. Une remobilisation de l'N a toutefois été observée avant même le débourrement chez l'épicéa de Sitka (*Picea sitchensis*) (Millard, 1994) ou dans les branches de saule (*Salix pentandra*) (Sauter et Wellenkamp, 1998).

Au début du printemps, le transport des sucres solubles et des acides aminés se fait principalement par le xylème (Sauter, 1983 ; Andersen et Brodbeck, 1989).

2.4.2. Remplissage durant la saison de végétation

Les réserves carbonées

Durant la saison de végétation, de nombreux flux de composés carbonés au sein de l'arbre ont lieu chez les espèces ligneuses. Ils sont le résultat de l'entrée de C via la photosynthèse des feuilles et des parties photosynthétiques des nouveaux organes (Damesin et Lelarge, 2003), et des relations source-puits impliquant la remobilisation du carbone stocké, et son transport à travers la plante pour la croissance, l'entretien et le stockage (Ogren, 2000).

Chez les espèces décidues, le remplissage des stocks de réserves carbonées a lieu relativement tôt au cours de la saison de végétation (Figure I.1). Les réserves ne se constituent cependant pas au même rythme selon le type de composé, l'organe de l'arbre et l'espèce considérés. Par exemple, Barbaroux et Bréda (2002) mettent en évidence que, chez le chêne sessile de 50 ans, le stockage apparaît partiellement dans le tronc durant la croissance du bois, et est prédominant après la formation du bois initial, tandis que le stockage dans les jeunes branches apparaît très rapidement, une fois les feuilles complètement étalées (soit 2 à 3 semaines après le débourrement). A l'inverse, ces mêmes auteurs montrent que la dynamique saisonnière des concentrations dans le tronc est faible chez le hêtre. Quel que soit l'organe de l'arbre, le maximum des réserves carbonées, principalement sous forme d'amidon, est retrouvé à la fin de la saison de végétation, lors de la sénescence foliaire (Barbaroux et Bréda, 2002 ; Hoch *et al.*, 2003 ; Millard et Grelet, 2010 ; El Zein *et al.*, 2011b ; Bazot *et al.*, 2013 ; Richardson *et al.*, 2013).

Les espèces sempervirentes peuvent ne pas présenter de variation des concentrations en réserves carbonées. En effet, les concentrations en TNC des branches et du tronc ne varient pas au cours de la saison de végétation chez le sapin blanc, le pin sylvestre et l'épicéa (*Picea abies*) (Hoch *et al.*, 2003). Cependant, le caractère pérenne du compartiment photosynthétique des espèces sempervirentes, associé à une respiration faible et une faible force de puits en l'absence d'organe en croissance juste avant le débourrement, fait que le C acquis avant le débourrement peut s'accumuler sous forme de TNC (Fischer et Holl, 1991). Un pic d'amidon peut alors parfois être observé au printemps, comme chez le pin sylvestre, où la concentration en amidon est multipliée par 5 dans les aiguilles et le tronc (Fischer et Holl, 1991).

Les réserves azotées

Un pic d'absorption d'azote du sol par le système racinaire a généralement lieu après le débourrement (Gessler *et al.*, 1998 ; El Zein *et al.*, 2011a) et à l'automne (Malaguti *et al.*, 2001).

L'allocation de l'N au stockage a lieu principalement en fin de saison de végétation et elle est déclenchée par des facteurs comme la diminution de la durée des jours (Coleman *et al.*, 1991) ou les basses températures (Vancleve et Apel, 1993). En effet, il a été montré chez le peuplier (*Populus deltoides*) qu'une accumulation significative de la BSP 32kDa a lieu après une exposition de trois semaines à des jours courts (8h de jour, 16h de nuit) et suite à une réduction de la température de 22°C (jour)/ 18°C (nuit) à 14°C (jour)/ 8°C (nuit) (Coleman *et al.*, 1991 ; Vancleve et Apel, 1993).

Chez les espèces décidues, c'est lors de la sénescence à l'automne que les protéines foliaires sont dégradées en acides aminés, qui sont ensuite transportés via le phloème vers les tissus pérennes où les protéines de réserve sont synthétisées (Sauter *et al.*, 1989 ; Wetzel *et al.*, 1989 ; Stepien *et al.*, 1994 ; Hörtensteiner et Feller, 2002 ; Gessler *et al.*, 2004). La remobilisation de l'N foliaire et sa mise en réserve débute donc du jaunissement des feuilles jusqu'à leur chute (Sauter et Vancleve, 1994 ; Bollmark *et al.*, 1999) (Figure I.1). Les stocks d'N se rempliraient donc plus tardivement que ceux carbonés, principalement lors de la sénescence, comme montré par Bazot *et al.* (2013) chez le chêne sessile mature. L'absorption racinaire d'N à l'automne participe également au stockage (Millard et Thomson, 1989 ; Millard et Proe, 1991). Gomez et Faurobert (2002) montrent chez le pêcher (*Prunus persica* L.), que le stockage peut survenir dès la fin de l'été sous forme de protéines solubles autres que les VSP dans le bois, tandis que les BSP ne sont formées que plus tardivement, entre septembre et octobre. Chez les espèces sempervirentes, l'N foliaire est remobilisé lorsque les feuilles âgées entre en sénescence (Nambiar et Fife, 1987).

Le transport du carbone et de l'azote, sous forme de sucres et d'acides aminés, entre les différents compartiments se fait principalement par le phloème au cours de la saison de végétation (Sauter, 1983 ; Andersen et Brodbeck, 1989).

2.4.3. Utilisation hivernale des réserves

Les réserves carbonées

Au cours de l'hiver, une diminution des TNC est couramment observée (Barbaroux *et al.*, 2003 ; Hoch *et al.*, 2003 ; Bazot *et al.*, 2013) (Figure I.1). Elle correspond à une utilisation de C pour l'entretien durant l'hiver (Barbaroux, 2002 ; Damesin, 2003), avec une conversion de l'amidon en sucres solubles pour la respiration, régulée par la température (Sauter, 1988a ; Ogren, 1997 ; Schrader et Sauter, 2002 ; Repo *et al.*, 2008). Une augmentation des concentrations en sucres solubles est le plus souvent observée durant cette période. Comme expliqué précédemment, l'accumulation des sucres solubles, agissant comme des agents osmotiques, permet aux arbres de résister au gel des cellules en abaissant leur point de congélation (Sakai, 1962 ; Schrader et Sauter, 2002 ; Morin *et al.*, 2007). Ce processus est ainsi directement lié à la diminution des températures durant l'hiver. Ceci a déjà été montré chez plusieurs espèces comme le chêne (Barbaroux, 2002 ; El Zein, 2011), le peuplier (Sauter et Kloth, 1986), et le noyer (*Juglans regia*) (Améglio *et al.*, 2004 ; Améglio *et al.*, 2006). Chez les espèces sempervirentes, de par la pérennité du compartiment photosynthétique, une stabilité voire une hausse de la concentration en TNC est observée entre l'automne et l'hiver pour tous les organes pérennes et les aiguilles (Hoch *et al.*, 2003).

Les réserves azotées

En ce qui concerne les réserves azotées, leur dynamique semble être moins complexe que celle des réserves carbonées puisque la concentration en TNNC reste stable durant l'hiver chez les espèces décidues et sempervirentes (Sauter et Wellenkamp, 1998 ; Gomez et Faurobert, 2002 ; Valenzuela Nunez, 2006 ; Millard et Grelet, 2010 ; El Zein, 2011) (Figure I.1). Toutefois, les études sur les variations des composés azotés de réserve chez les espèces ligneuses des forêts tempérées sont moins nombreuses que pour celle des composés carbonés. Les connaissances sur les dynamiques saisonnières de l'azote au sein de l'arbre restent donc à approfondir.

2.5. Facteurs influençant les teneurs en réserves

De nombreux facteurs biotiques ou abiotiques peuvent contrôler les variations de concentrations en réserves carbonées et azotées.

2.5.1. Facteurs abiotiques

Comme montré précédemment, la température a un impact sur les variations des réserves et la nature du composé synthétisé. De la même manière, la disponibilité des ressources (eau, CO₂, lumière, nutriments du sol) influencent fortement les fonctionnements azoté et carboné de l'arbre. Par exemple, chez le chêne sessile et le hêtre, lors d'un épisode de sécheresse, un ralentissement du stockage des réserves carbonées sous forme d'amidon a été observé, conjointement à une augmentation de la concentration en sucres solubles (Barbaroux, 2002). Le déficit hydrique impose, par la fermeture des stomates, un arrêt de l'assimilation du C, et donc du stockage des composés carbonés. Le C déjà stocké au sein de l'arbre est alors utilisé pour l'entretien des tissus. Merchant *et al.* (2006) mettent en évidence que des concentrations faibles en amidon pouvaient être dues à la conversion de l'amidon en sucres pour l'équilibre osmotique lors de sécheresses. De la même manière, des protéines spécifiques, les déhydrines, peuvent être produites en grande quantité en réponse à un déficit hydrique ou aux températures froides par les espèces ligneuses (Siminovitch et Briggs, 1953 ; Kozlowski et Pallardy, 2002 ; Banuelos *et al.*, 2008 ; Cansev *et al.*, 2009). La majorité des recherches sur ce mécanisme ont cependant été effectuées sur des herbacées (Robertson et Chandler, 1992 ; Zhang et Archbold, 1993 ; Close, 1996 ; Ingram et Bartels, 1996 ; Giordani *et al.*, 1999 ; Hao *et al.*, 2009). Ces protéines solubles permettent, comme les sucres solubles, de conserver la stabilité des cellules en maintenant son équilibre osmotique en cas de déshydratation, ou lors de périodes de faibles températures. Les protéines solubles sont ainsi la forme de stockage de l'azote en hiver la plus abondante (Banuelos *et al.*, 2008).

La disponibilité en lumière a également un effet sur les concentrations en réserves carbonées. Par exemple, chez le peuplier, la concentration en TNC des feuilles est presque 2 fois moins importante chez les arbres peu exposés à la lumière (85 % d'ombre, 15 g de TNC/g de matière sèche (MS)) que ceux ayant une grande exposition lumineuse (30 % d'ombre, 24 g de TNC/g de MS), en lien avec une diminution de la photosynthèse (Hemming et Lindroth, 1999). Ces auteurs montrent ainsi que la concentration des composés carbonés de stockage est plus importante pour les arbres ayant reçu une grande intensité lumineuse. Johnson *et al.* (1997) mettent par ailleurs en évidence que la concentration en amidon des aiguilles du pin

ponderosa (*Pinus ponderosa*) âgés de 4 ans diminue lorsque les arbres sont moins exposés à la lumière. Enfin, Mattson *et al.* (2008) montrent que le stockage de TNC diminuait dans les différents compartiments de l'arbre lorsque la disponibilité en lumière était moindre. Une diminution de la teneur en N total est généralement observée lorsque la disponibilité en lumière diminue (Mattson *et al.*, 2008), mais il n'existe pas à notre connaissance d'étude sur les réserves azotées.

Un dernier exemple de l'effet des conditions environnementales sur le stockage du C et de l'N par la plante est la fertilisation minérale. Cette dernière joue également un rôle essentiel dans le stockage des réserves. Une forte fertilisation azotée, associée à une augmentation de l'irrigation du sol, augmente les concentrations en N et en acides aminés de tous les organes de l'arbre et des protéines dans les fruits et les tiges chez le kaki (*Diospyros Kaki*). A l'inverse, une diminution des concentrations en sucres solubles est observée dans les fruits et est accompagnée d'une diminution de l'amidon dans les racines et les tiges. L'effet d'une fertilisation associée à une irrigation adéquate augmente donc l'assimilation de l'azote par la plante et diminue la formation des réserves carbonées dans les organes pérennes (Choi *et al.*, 2011), comme le résultat de l'augmentation de l'investissement du C pour la croissance.

2.5.2. Facteurs biotiques

Des facteurs biotiques, tels que l'herbivorie, ont une incidence sur les dynamiques des réserves. Lors d'une défoliation, les concentrations en réserves carbonées diminuent comme le résultat d'une baisse de l'assimilation du C et de l'augmentation de sa remobilisation pour la repousse des organes (Canham *et al.*, 1999 ; Willaume et Pages, 2006 ; Landhausser et Lieffers, 2012). Landhausser et Lieffers (2012) mettent en évidence, pour des forêts matures de peupliers (*Populus tremuloides*), que le niveau de concentration en réserves carbonées des branches diminue, puis revient au même niveau qu'avant la défoliation durant la même saison. En revanche, les réserves des racines mettent deux ans à se renouveler. Il semblerait par ailleurs que la défoliation n'ait pas d'effet sur les dynamiques de l'N (Millett *et al.*, 2005). Des espèces à croissance rapide répondraient à l'herbivorie par le stockage puis l'utilisation de leurs réserves pour la reprise de croissance et la repousse alors que des espèces à croissance plus lente développeraient des stratégies de défense en allouant le N et le C à la synthèse de molécules anti-herbivorie (Bryant *et al.*, 1991 ; Millard *et al.*, 2001). En effet, une quantité importante de C et de N peut être allouée à la production de polyphénols épidermiques pour répondre aux stress biotiques, mais aussi comme filtre protecteur contre les

rayonnements UV (Koricheva *et al.*, 1998 ; Meyer *et al.*, 2006). De plus, certaines lectines agiraient comme mécanisme de protection lors d'attaques d'herbivores ou d'insectes phytophages (Peumans et Vandamme, 1995).

D'autres interactions négatives, comme la compétition pour la ressource, ou positives, telles que les relations symbiotiques, peuvent avoir un effet non négligeable sur les processus de stockage et de remobilisation des réserves. Il existe cependant peu d'études s'intéressant à l'effet de ces facteurs sur les variations saisonnières des composés de réserve. En ce qui concerne les relations symbiotiques, les arbres ont développé des stratégies d'acquisition de l'azote pour maintenir un cycle interne adéquat car la compétition pour l'N du sol est intense au niveau de la rhizosphère : il s'agit des associations mycorhiziennes (Harley et Smith, 1983). Les champignons contribuent de deux manières à améliorer la nutrition azotée de la plante. Ils permettent à la plante d'exploiter l'N organique d'une part et d'améliorer l'absorption de l'N inorganique du sol d'autre part. Les champignons mycorhiziens sont en effet capables d'exploiter l'N organique des sols comme unique source d'azote et de le dispenser à son hôte (Read, 1991). Cet apport supplémentaire d'azote aura donc comme effet une augmentation de la concentration en composés azotés, comme les acides aminés, par rapport à des individus n'ayant pas développé de relation symbiotique.

D'autres caractéristiques de l'arbre, telles que son âge et/ou sa taille peuvent influencer le fonctionnement carboné et azoté. Les effets de ces caractéristiques sur la dynamique et l'allocation des composés carbonés et azotés sont développés dans la partie suivante.

3. Effet de l'âge sur les flux de carbone et d'azote

Le déclin de la productivité des peuplements avec l'âge peut s'expliquer par une modification de l'allocation du C et de l'N entre les principales fonctions puits de l'arbre, à savoir : croissance, respiration, reproduction, défense et stockage. Puisque le vieillissement de l'arbre est généralement associé à une augmentation de sa taille, il est toutefois difficile de dissocier l'effet de l'âge et celui de la taille de l'arbre sur ces changements. Nous développons ainsi dans cette partie l'effet de l'âge et/ou de la taille de l'arbre sur les différentes fonctions-puits. La Figure I.2 synthétise les grandes fonctions des cycles du C et du N d'un arbre.

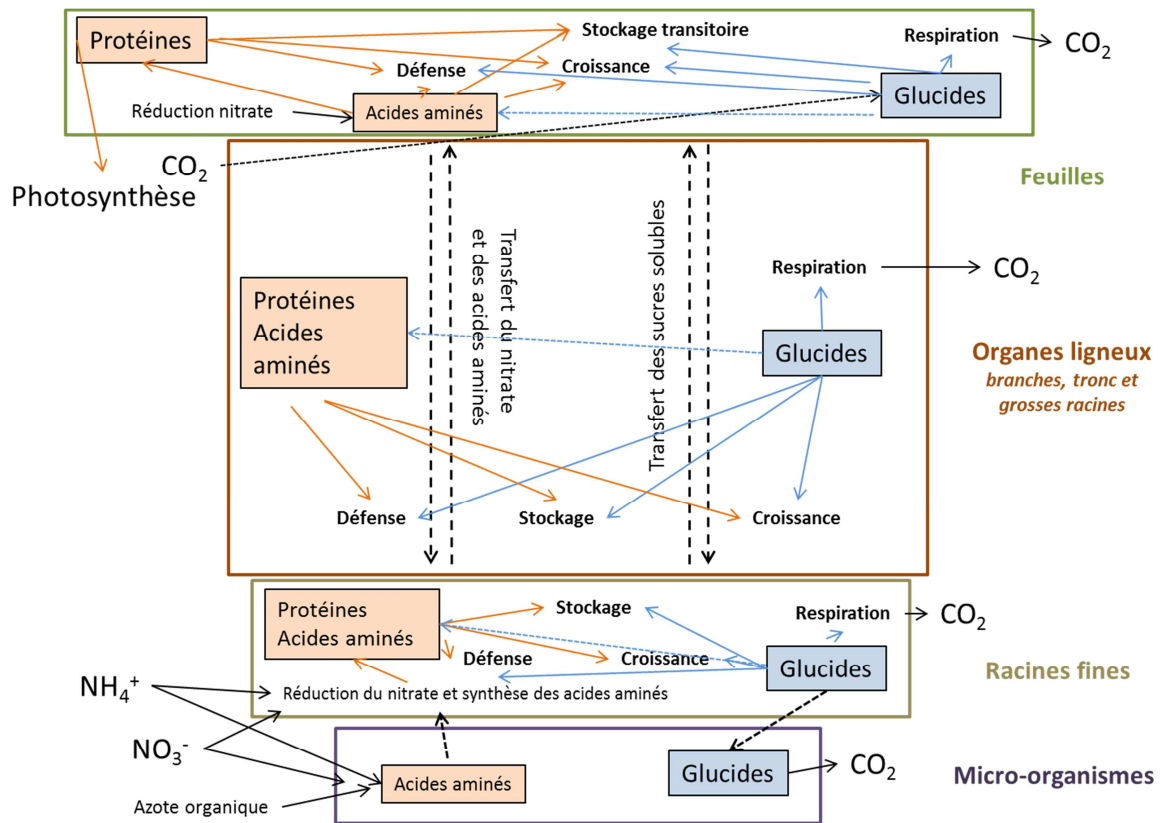


Figure I.2. Représentation schématique des grandes fonctions (photosynthèse, absorption, transport, respiration, croissance, stockage, défense) des cycles du C et de l'N de l'arbre.

3.1. Croissance

La croissance est un important puits de C et d'N. Elle est contrôlée principalement par des facteurs environnementaux tels que la température et/ou la disponibilité en nutriments et en eau.

Avec l'âge, l'allocation à la croissance ligneuse aérienne diminue généralement (Hara *et al.*, 1991 ; Stevens et Perkins, 1992 ; D'Amato et Puettmann, 2004 ; Genet *et al.*, 2010). Cette baisse est le plus souvent attribuée à une diminution de l'assimilation de C avec l'âge de l'arbre. La photosynthèse est étroitement dépendante des fonctionnements hydrique et azoté de la plante. La diminution de l'assimilation du C avec l'âge peut alors résulter de plusieurs phénomènes interdépendants, comme une augmentation de la contrainte hydraulique et un appauvrissement en nutriments des sols avec l'âge.

3.1.1. Augmentation de la contrainte hydraulique

De nombreuses études montrent une diminution de la photosynthèse foliaire maximale ou moyenne avec l'âge de l'arbre (Donovan et Ehleringer, 1992 ; Schoettle, 1994 ; Bond, 2000 pour synthèse). Une des premières hypothèses émise pour expliquer cette baisse est que la contrainte hydraulique augmente et que la surface foliaire, quant à elle, diminue avec le développement de l'arbre. Avec la croissance en hauteur de l'arbre, la distance entre les racines et les feuilles (la longueur du xylème) augmente. La tension xylémienne augmente donc et peut amener à la cavitation des vaisseaux et trachéides. La cavitation est l'envahissement brutal des éléments conducteurs par des bulles de vapeur d'eau et d'air, chassant la phase liquide (Cruiziat *et al.*, 2001). Pour éviter le risque de cavitation, les arbres de grande taille diminueraient leur conductance stomatique (Ryan et Yoder, 1997 ; Hubbard *et al.*, 1999 ; Phillips *et al.*, 2002 ; Drake *et al.*, 2010). La diminution de la conductance stomatique abaisse la photosynthèse des feuilles (Ryan et Waring, 1992 ; Mencuccini et Grace, 1996 ; Becker *et al.*, 2000).

Par ailleurs, certains auteurs supposent que la diminution de l'assimilation du C avec l'âge de l'arbre n'est pas liée à une diminution de la conductance stomatique mais d'un changement ontogénique du LMA (masse foliaire par unité de surface de feuilles). En effet, Thomas et Winner (2002) montrent que la diminution de la capacité photosynthétique exprimée par unité de masse foliaire avec la taille de l'arbre n'est pas le résultat d'une diminution de la conductance stomatique, mais qu'elle est expliquée par une augmentation du LMA avec la taille de l'arbre. D'autres modifications de la morphologie des feuilles avec l'âge pourraient avoir lieu, comme une diminution de la surface et une augmentation de l'épaisseur de la feuille, comme supposés par Niinemets (2002) et Thomas et Winner (2002). Ces modifications morphologiques avec l'âge seraient le résultat de l'effet de la contrainte hydraulique sur l'expansion foliaire mais aussi de la lignification progressive des feuilles au cours du développement de l'arbre par l'effet des conditions environnementales, comme l'exposition à la lumière et au vent ou encore l'herbivorie (Thomas et Winner, 2002). Les mécanismes reliant la capacité photosynthétique aux traits morphologiques des feuilles sont à l'heure actuelle inconnus. Des expérimentations doivent donc être effectuées.

L'hypothèse de l'augmentation de la contrainte hydraulique avec l'âge de l'arbre et son impact négatif sur l'assimilation du C reste toutefois controversée et ne peut expliquer à elle

seule le déclin de productivité des peuplements forestiers (Becker *et al.*, 2000 ; Niinemets, 2002 ; Sala et Hoch, 2009 ; Xu *et al.*, 2012). De plus, les études ont été principalement réalisées sur des espèces sempervirentes, ce qui rend la généralisation aux espèces décidues difficile.

3.1.2. Diminution de la disponibilité en nutriments du sol

Le vieillissement d'un peuplement est généralement lié à une diminution forte du taux de décomposition de la matière par les microorganismes et donc à une baisse de la disponibilité en éléments nutritifs pour les arbres (Vitousek *et al.*, 1989 ; Gower *et al.*, 1996 ; Murty *et al.*, 1996 ; Simard *et al.*, 2007). L'accumulation progressive de la matière organique du sol, résultant de sa moins bonne dégradabilité, est accompagnée d'une augmentation du taux d'humidité, d'une diminution de la température du sol et de son acidification (Payette et Rochefort, 2001). Cette baisse de la dégradabilité de la matière organique est principalement le résultat de l'augmentation du rapport C/N de la litière (Duchaufour, 1950 ; Gower *et al.*, 1996). La hausse du rapport C/N de la litière avec le vieillissement du peuplement est le produit de processus combinés : i) la fermeture du couvert avec le développement des arbres du peuplement entraîne un changement du microclimat du sol, qui devient défavorable pour le développement de la flore herbacée. La contribution des herbacées à la litière diminue alors avec le vieillissement du peuplement ; ii) avec le développement des espèces ligneuses, la biomasse ligneuse s'accumule. Le rapport entre débris foliaires/débris ligneux apportés à la litière (avec respectivement des faibles et forts rapports C/N) diminue avec le développement du peuplement ; iii) avec le développement de l'arbre, une immobilisation progressive des nutriments dans le duramen a lieu.

Cette baisse de disponibilité en nutriments pourrait entraîner une diminution de l'assimilation de l'N par l'arbre et donc de la concentration en N foliaire. La concentration en N foliaire étant corrélée à la capacité photosynthétique des feuilles (Field et Mooney, 1986 ; Evans, 1989), une baisse de la photosynthèse foliaire avec l'âge de l'arbre peut alors être attribuée à la diminution de la disponibilité en N dans le sol avec le vieillissement du peuplement.

Ainsi, la diminution de l'assimilation du C par l'effet de la baisse de la conductance hydraulique et de la disponibilité en nutriments du sol peut expliquer la diminution de la croissance de l'arbre. Toutefois, d'autres causes non liées à l'ontogénie de l'arbre, comme la densité du peuplement, peuvent expliquer ce déclin.

3.1.3. Densité du peuplement

La compétition pour la lumière est un facteur important jouant sur l'allocation du C et de l'N à la croissance. En effet, la compétition pour la lumière joue un rôle majeur dans la croissance d'une plante, sa productivité (Phipps, 1982) et son architecture (King, 1990). D'Amato et Puettmann (2004) montrent que la compétition entre arbres voisins est très importante chez les jeunes arbres, du fait de la forte densité des jeunes peuplements (Coomes et Allen, 2007). La présence de voisins plus grands provoque de l'ombrage et réduit alors la capacité d'assimilation du C. Ainsi, les jeunes arbres ont une priorité à la croissance en hauteur. Avec le développement, c'est ensuite une croissance en diamètre du tronc qui devient prioritaire. Chez les arbres matures, la croissance primaire est faible et la croissance secondaire est généralement moins importante qu'aux stades jeunes de développement (D'Amato et Puettmann, 2004). L'allocation à la croissance en hauteur diminue fortement une fois la compétition pour la lumière achevée. Elle peut donc avoir lieu jusqu'après la maturité (King, 1990). Toutefois, les arbres matures sont moins sensibles à la compétition car ils ont plus de ressources stockées au sein de leur biomasse (McDonald *et al.*, 2002).

3.1.4. Modification dans l'allométrie entre la biomasse aérienne et la biomasse racinaire

Enfin, l'effet de l'âge sur l'allocation à la croissance peut être dépendant de l'organe considéré. En effet, le rapport entre la biomasse racinaire et la biomasse aérienne (tronc et branches) (rapport root/shoot) diminue fortement avec l'âge de l'arbre (Ovington, 1957 ; Helmisaari *et al.*, 2002 ; Peichl et Arain, 2007 ; Genet *et al.*, 2010 ; Varik *et al.*, 2013 ; Zhao *et al.*, 2014) (Figure I.3). La diminution de ce rapport signifie que la biomasse de grosses racines diminue par rapport à celle aérienne au cours du développement de l'arbre. Ainsi, le puits de C et d'N que constitue la croissance des grosses racines diminue avec l'âge de l'arbre.

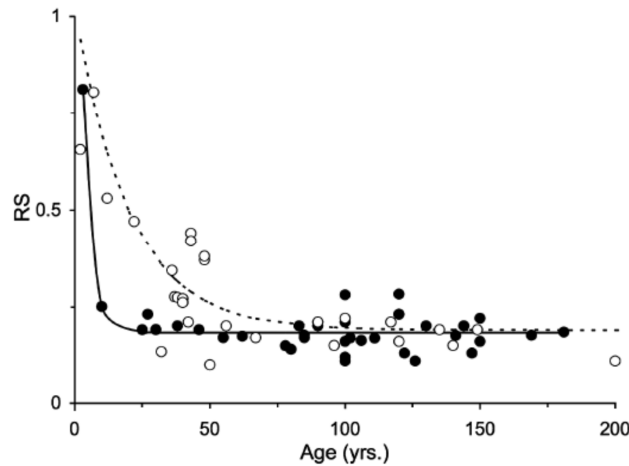


Figure I.3. Rapport root/shoot en fonction de l'âge issu de la littérature pour le chêne (cercles blancs) et le hêtre (cercles noirs) (Genet et al., 2010).

3.2. Respiration

Avec l'accumulation de tissus vivants avec l'âge, le C alloué à la respiration de l'arbre augmente. L'impact de l'augmentation de la respiration sur le déclin de la croissance des peuplements a été largement étudié (Yoda *et al.*, 1965 ; Murty *et al.*, 1996 ; Ryan *et al.*, 1997 ; Magnani *et al.*, 2000 ; Makela et Vanninen, 2001 ; Ryan *et al.*, 2004). Quelques études mettent en évidence une augmentation de la respiration d'entretien du peuplement avec son âge (Waring et Schlesinger., 1985 ; Ryan et Waring, 1992). Par exemple, chez le pin tordu (*Pinus contorta*), la respiration d'entretien des tissus ligneux du tronc et des branches passe de 61 gC/m² de sol/an pour un peuplement de 40 ans à 79 gC/m² de sol/an pour un peuplement de 245 ans (Ryan et Waring, 1992). L'importance de la respiration dans le déclin de productivité des peuplements reste toutefois controversée (Ryan *et al.*, 2004). L'augmentation de la respiration d'entretien ne semble pas être liée à la hausse du « coût » en C de cette fonction métabolique puisque plusieurs études n'ont pas trouvé d'effet de l'âge sur la respiration exprimée par unité de surface ou de masse de bois (Ryan *et al.*, 2004 ; Xu *et al.*, 2012).

3.3. Fructification

La mise en place de la fructification, qui intervient à partir de la maturité sexuelle, peut être un puits important de C et d'N (Ross *et al.*, 1985 ; Han *et al.*, 2008 ; Genet *et al.*, 2010).

L'allocation à la reproduction augmente généralement avec l'âge de l'arbre, ce qui permet la régénération du peuplement (Oliver et Larson, 1990 ; Becker *et al.*, 2000). Lors des années de fructification, une corrélation négative entre la croissance radiale et la production de graines est généralement observée pour différentes espèces comme le hêtre (*Fagus sylvatica*, *Fagus crenata*, *Nothofagus truncata*) (Holmsgaard, 1955 ; Piovesan et Adams, 2001 ; Monks et Kelly, 2006 ; Kitamura *et al.*, 2007). Han *et al.* (2008) montrent de plus, chez le hêtre (*Fagus crenata*), que le nombre de feuilles par nouvelle branche diminue significativement lors des années de fructification. Chez les arbres matures, l'allocation du C et de l'N à la reproduction se fait donc au détriment de la croissance du tronc et des feuilles.

3.4. Défense

Plusieurs études ont suggéré que les arbres matures présentent un niveau d'adaptation et une moins grande sensibilité à leur environnement que les jeunes arbres (Reich, 2000 ; Day *et al.*, 2002 ; Thomas et Winner, 2002). Il est donc possible que l'allocation du C et de l'N à la production de composés de défense contre l'herbivorie, le gel ou encore les rayonnements UV diminue avec l'âge de l'arbre. Cependant, Louis *et al.* (2012) n'ont pas montré d'effet significatif de l'âge sur la concentration en polyphénols épidermiques des feuilles de lumière chez le chêne sessile et le hêtre.

3.5. Réserves

L'effet de l'âge de l'arbre sur les concentrations en composés de réserve a fait l'objet d'un nombre limité d'études dont les résultats sont souvent contradictoires. Les concentrations en composés carbonés de réserve et en N total diminuent avec la taille de l'arbre dans les feuilles, le tronc et les racines dans des pousses de trois espèces d'arbre (Machado et Reich, 2006), tandis que les concentrations en réserves carbonées restent stables ou augmentent avec la taille de l'arbre dans les branches, les feuilles et le tronc chez le pin ponderosa (Sala et Hoch, 2009) ou restent stables avec l'âge de l'arbre dans le tronc et les racines du lenga (*Nothofagus pumilio*) sous deux climats différents (Piper et Fajardo, 2011). Genet *et al.* (2010) montrent, quant à eux, que l'effet de l'âge sur les concentrations en TNC dépend de l'organe considéré. En effet, les concentrations restent stables dans le tronc tout le long d'une chronoséquence de hêtres (de 15 à 175 ans) et de chênes sessiles (de 30 à 135 ans). Dans les grosses racines, les concentrations diminuent fortement jusqu'à l'âge de 35 ans chez le hêtre

et de 75 ans chez le chêne. Cette forte diminution est suivie par une baisse constante, mais faible, de la concentration en TNC jusqu'à 200 ans chez le hêtre, et par une stabilisation jusqu'à 145 ans chez le chêne. De plus, il n'existe pas de travaux sur les effets de l'âge de l'arbre sur les variations saisonnières des composés carbonés et azotés de réserve. En effet, les études sur les dynamiques saisonnières ne considèrent qu'une seule classe d'âge d'arbre *in situ* (Barbaroux et Bréda, 2002 ; Barbaroux *et al.*, 2003 ; Hoch *et al.*, 2003 ; El Zein *et al.*, 2011b ; Bazot *et al.*, 2013).

Seules quelques études ont cherché à quantifier les réserves carbonées à l'échelle de l'arbre entier ou du peuplement forestier (Dietze *et al.*, 2014 , pour synthèse). L'étude de Genet *et al.* (2010) considère une chronoséquence pour étudier l'effet de l'âge sur les quantités de réserves carbonées à l'échelle du peuplement. Ces travaux mettent en évidence que l'accumulation des réserves carbonées durant l'année 2006 reste stable avec l'âge chez le hêtre (en moyenne 20 gC de TNC/m² de feuilles/an) alors qu'elle diminue chez le chêne sessile (de 50 à 5 gC de TNC/m² de feuilles/an entre 25 et 135 ans). L'approche de Genet *et al.* (2010) se limite toutefois à l'étude des réserves carbonées du tronc et des grosses racines et ne considère pas les réserves azotées. Ainsi, il n'existe pas à notre connaissance d'étude de l'effet de l'âge sur les quantités de réserves carbonées et azotées à l'échelle de l'arbre et, a fortiori, du peuplement qui considère l'ensemble des organes de l'arbre. Genet *et al.* (2010) mettent en évidence deux schémas d'allocation du C distincts selon l'âge chez le hêtre : aux stades juvéniles, il y a une allocation préférentielle du C à la croissance, tandis qu'aux stades matures, l'allocation à la croissance diminue et celle au stockage, à la reproduction et à la respiration augmente. En absence de fructification durant l'année d'étude, ces mêmes auteurs montrent que l'équilibre entre l'allocation du C à la croissance et au stockage reste stable au sein de la chronoséquence chez le chêne sessile.

L'âge peut également être un facteur déterminant dans les fonctions de stockage des différents organes de l'arbre. L'importance des organes en tant que réservoir pourrait varier selon l'âge de l'arbre puisqu'elle dépend d'une part des concentrations des composés de réserve mais aussi de la répartition de la biomasse entre les organes. Des évolutions d'allométrie liées au développement sont déjà bien connues, comme la diminution du rapport de la biomasse de racines par rapport à la biomasse aérienne (voir partie 3.1.4 de ce chapitre). Cette évolution dans l'allométrie pourrait être corrélée avec une modification de l'allocation des réserves carbonées entre les différents organes de l'arbre.

4. Objectifs de la thèse

Les connaissances concernant les effets de l'âge sur les réserves carbonées et azotées sont, à l'heure actuelle, très limitées. Elles sont pourtant indispensables pour mieux comprendre les fonctionnements carboné et azoté des arbres, et participeraient à une meilleure compréhension de l'évolution de la gestion des ressources carbonées et azotées avec l'âge de l'arbre.

Nous nous proposons dans le cadre de cette thèse d'avancer dans la compréhension des effets de l'âge sur les réserves carbonées et azotées de l'arbre et du peuplement. Dans ce sens, deux objectifs majeurs ont été définis dans ce travail de recherche, à savoir améliorer les connaissances des effets de l'âge (i) sur les dynamiques saisonnières des concentrations en réserves carbonées et azotées et (ii) sur les quantités de réserves de l'arbre et du peuplement. Nous avons pour cela choisi d'étudier expérimentalement une chronoséquence de chênes sessiles (*Quercus petraea*), composée de trois classes d'âge d'arbre : environ 8 ans (stade juvénile), 20 ans (stade gaulis) et 150 ans (stade futaie mature). En dépit de leur intérêt pour comprendre l'établissement des peuplements forestiers, le stade juvénile (fourré) est le plus souvent ignoré dans les études du fonctionnement des forêts.

Nos deux objectifs se déclinent sous la forme de deux études :

(i) L'étude de l'effet de l'âge de l'arbre sur les dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés et azotés de réserve (TNC et TNNC).

Chez le chêne sessile, la dynamique saisonnière des concentrations en composés de réserves carbonées et azotées a été étudiée à différents âges : pour le carbone, à environ 40 ans (Hoch *et al.*, 2003), à 45 ans (Barbaroux et Bréda, 2002 ; Valenzuela Nunez, 2006), à 50 ans (El Zein *et al.*, 2011b) et à 150 ans (Bazot *et al.*, 2013) ; pour l'azote, à 45 ans (Valenzuela Nunez, 2006), à 50 ans (El Zein *et al.*, 2011b) et à 150 ans (Bazot *et al.*, 2013). Ces études montrent globalement la même dynamique saisonnière des réserves, à savoir une remobilisation printanière des réserves carbonées et azotées, et une formation des réserves au cours de la saison de végétation, avec une concentration maximale observée à l'automne. L'âge ne semble donc pas avoir d'effet sur les dynamiques saisonnières des réserves. Il paraît toutefois difficile de conclure sur l'effet de l'âge en comparant des études qui n'ont pas été effectuées sur un même site et au cours d'une même période, tant les conditions environnementales influencent les concentrations en composé de réserve. Dans ce cadre, nous souhaitons **étudier les dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés et azotés non structuraux à pas de temps fin, en ciblant les différents stades**

phénologiques clés du développement de l'arbre, chez des chênes sessiles (*Quercus petraea*) de trois âges distincts (8, 20 et 150 ans) se développant *in situ* dans des conditions environnementales proches. Nous faisons l'hypothèse que ces dynamiques seront différentes en fonction de l'âge de l'arbre, en lien avec sa phénologie et sa croissance. Les résultats nous permettront de conclure quant aux dynamiques de stockage/remobilisation des réserves carbonées et azotées à différents âges. Les dosages des TNC et TNNC ont été effectués dans plusieurs organes de l'arbre pour chaque classe d'âge. Les travaux relatifs à cette problématique sont présentés dans le chapitre III. Celui-ci a fait l'objet d'une publication présentée en Annexe 7.

(ii) L'étude de l'effet de l'âge sur les quantités de réserves carbonées et azotées de l'arbre et du peuplement.

Peu de travaux se sont intéressés aux effets de l'âge des arbres sur les quantités de réserves carbonées et azotées de l'arbre et du peuplement. Cette quantification est pourtant indispensable pour déterminer l'évolution avec l'âge des bilans de C et de l'N des peuplements forestiers. Elle permettrait par ailleurs d'améliorer les connaissances de l'effet de l'âge sur les fonctions de stockage des différents organes de l'arbre. Nous souhaitons donc **étudier l'effet de l'âge sur les quantités de réserves carbonées et azotées et sur la répartition des réserves entre les différents organes pour savoir si une variation avec l'âge des quantités de réserves et une modification de leur répartition au sein de la biomasse de l'arbre et du peuplement avaient lieu.** La quantification des réserves passe par celle des biomasses des différents organes de l'arbre. Nous avons donc quantifié au préalable les biomasses des organes pour les trois classes d'âge de chêne sessile (fourré, gaulis et futaie), à l'échelle de l'arbre dominant et à l'échelle du peuplement. Les quantifications des biomasses et des réserves ont été réalisées à deux dates phénologiques clés. Les travaux relatifs à cette problématique sont présentés dans le chapitre IV.

Dans chaque chapitre, les sous questions relatives à ces deux problématiques seront détaillées. Le matériel et les méthodes générales sont décrits dans le chapitre II, les méthodes d'estimation des biomasses et des quantités de réserves sont quant à elles décrites dans le chapitre IV.

Chapitre II - Matériels et Méthodes

1. Description de l'espèce étudiée : le chêne sessile

1.1. Description générale

La forêt de production française couvre environ 30 % du territoire national (Inventaire forestier national, 2012). Les espèces feuillues occupent 71 % de la surface et 65 % du volume des forêts de production françaises. Le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., 1784) est la deuxième essence la plus importante en termes de surface et de volume après le chêne pédonculé (*Quercus robur* L., 1753), représentant environ 10 % de la superficie et du volume occupés par les essences forestières de production entre 2008 et 2012, soit environ $63.10^5 \text{ m}^3/\text{an}$ en France (Inventaire forestier national, 2012).

Le chêne sessile appartient à la famille des Fagacées. Il s'agit d'une espèce décidue, post-pionnière des régions tempérées avec une distribution européenne à tendance subatlantique (Rameau *et al.*, 1989). Il peut mesurer jusqu'à 40 m de hauteur et a une longévité pouvant atteindre entre 500 et 1000 ans (Rameau *et al.*, 1989 ; Lanier, 1994). Espèce mésoxérophile à mésophile, tolérant les sols à pseudogley (Rameau *et al.*, 1989), on la retrouve ainsi sur des humus variés (du mull carbonaté au mor) mais sa croissance est optimale sur des sols filtrants, épais et légèrement acides (limons ou sables). Son âge d'exploitation est compris entre 140 et 180 ans (Jarret, 2004). Le chêne sessile est une essence gérée en futaie régulière ou irrégulière, pure ou en mélange (Rameau *et al.*, 1989).

1.2. Phénologie

La phénologie est l'étude des étapes de développement morphologique saisonnier de la plante. Elles correspondent à l'épanouissement des bourgeons (débourrement), le développement foliaire (ou feuillaison), la saison de végétation, la sénescence (jaunissement des feuilles), ou encore la chute des feuilles (Delpech *et al.*, 1985).

Chez le chêne sessile, le débourrement ainsi que la sénescence sont principalement déclenchés par des facteurs environnementaux, comme la température et la photopériode (Kramer, 1995 ; Chuine et Cour, 1999), mais aussi par des facteurs génétiques tels que la provenance (Ducousso *et al.*, 1996 ; Differt, 2001). En France, la période de débourrement chez cette espèce a lieu généralement en avril et la période de sénescence foliaire vers mi-octobre

(Differt, 2001 ; Lebourgeois *et al.*, 2008). Le chêne sessile se caractérise par une croissance végétative rythmique, c'est-à-dire qu'elle consiste en des périodes de croissance active qui sont suivies de périodes pendant lesquelles les feuilles terminent leur développement (Lavarenne-Allary, 1965). En conditions naturelles, jusqu'à trois vagues de croissance végétative peuvent être observées chez le chêne adulte (Bréda, 1994). Le nombre de vagues diminue néanmoins avec l'âge de l'arbre et sont dépendants de certains phénomènes tels que les sécheresses ou les fructifications. La saison de végétation peut être définie de différentes façons. Elle peut soit correspondre à la période de croissance de l'arbre (Fontanel, 1978), soit à la période où la plante est photosynthétiquement active. Le plus souvent, la saison de végétation est définie comme la période s'étendant entre l'apparition et le jaunissement des feuilles (Tomescu, 1957 ; Cointat, 1959 ; Galoux *et al.*, 1967).

1.3. Anatomie et croissance du bois du chêne sessile

Le chêne sessile est une espèce au bois à zone initiale poreuse qui montre une délimitation nette entre l'aubier (constitué de cellules parenchymateuses vivantes et d'éléments conducteurs de sève) et le duramen (parenchyme mort) (Cochard *et al.*, 1992). Les gros vaisseaux du bois initial formé au printemps sont nettement distinguables des petits vaisseaux du bois final formé en été. Les vaisseaux du bois initial sont très sensibles à l'embolie hivernale induite par le gel conduisant à une rupture de la colonne d'eau et donc à une perte de la conductivité hydraulique (Cochard *et al.*, 1992 ; Bréda *et al.*, 1993).

Au printemps, l'activité cambiale du chêne débute entre deux à six semaines avant l'épanouissement des bourgeons pour rétablir la conductance hydraulique (Bréda et Granier, 1996 ; Barbaroux et Bréda, 2002 ; Zweifel *et al.*, 2006 ; Sass-Klaassen *et al.*, 2011 ; Michelot *et al.*, 2012). La reprise de l'activité cambiale chez les espèces ligneuses décidues est initiée par une période de vernalisation (exposition à une température minimale) suivie d'une augmentation de la température (Denne et Atkinson, 1987). L'activité cambiale au cours de la saison dépend de facteurs comme la température, la production d'auxines par l'arbre, la disponibilité en eau et en nutriments mais également l'âge de l'arbre et sa provenance génétique (Kramer, 1964). L'activité cambiale présente un gradient basipète au stade jeune de l'arbre (5 à 15 ans) (Lachaud et Bonnemain, 1981). A partir de 30 ans, la xylogénèse se produit par réactivation cambiale d'ensemble, simultanément à différents niveaux des organes de l'arbre (Barbaroux, 2002). La reprise de croissance est également corrélée à des

événements climatiques ayant eu lieu l'année précédente. En effet, il a été montré que des phénomènes climatiques, tels que les pluies automnales et hivernales ou encore les déficits hydriques estivaux du sol, peuvent influencer fortement la croissance du bois l'année suivante (Lebourgeois *et al.*, 2005 ; Dolezal *et al.*, 2010). Le ralentissement de l'activité cambiale est soumis au rythme endogène de l'arbre, dépendant de son espèce et de sa provenance géographique (Deleuze, 1996). L'arrêt de croissance est, quant à lui, induit par une forte augmentation de la concentration en acide abscissique, accentuée lors d'un stress hydrique, ainsi que par une perte de réactivité à l'auxine (Little et Savidge, 1987 ; Lachaud, 1989). Chez le chêne sessile, cet arrêt de croissance est alors observé entre juillet et septembre (Michelot *et al.*, 2012).

2. Site d'étude

L'étude a été conduite en 2011 et 2012, dans la forêt domaniale de Barbeau (77) (48°29'N, 02°47'E), située à 60 km au sud-est de Paris (France), sur un plateau à une altitude de 90 m. Ce site appartient aux réseaux CARBOEUROPE-IP (Cluster_FR1, Site FR-Fon) et ICOS (Integrated Carbon Observation System). Il comprend vingt parcelles de 15.9 ha chacune en moyenne. Les parcelles matures sont composées d'une strate dominante de chênes sessiles (*Quercus petraea* L.) et d'un sous-étage composé d'un taillis de charmes (*Carpinus betulus* L.).

Dans le cadre du projet CARBOEUROPE-IP, la forêt de Barbeau a été équipée en 2005 d'une tour à flux permettant des mesures en continu des flux de CO₂ et d'eau entre l'écosystème forestier et l'atmosphère ainsi que des mesures micro-météorologiques (rayonnement, température, vitesse du vent, humidité relative de l'air,...).

Le sol de la forêt de Barbeau est un sol lessivé à pseudogley, hydromorphe avec un horizon inférieur en meulière de Brie et argiles à meulière. Sa texture est limono-sableuse à limono-argilo-sableuse (Fédoroff, 1990).

Sur la période de 1960 à 2012, d'avril à octobre, le climat durant la saison de végétation de cette région tempérée est caractérisé par une température moyenne est de 15.1 °C, des précipitations moyennes de 658 mm et un indice de sécheresse (précipitations/évapotranspiration potentielle) de 0.61. Sur cette période, le mois le plus froid est le mois d'avril avec une température minimale moyenne de 4.9 °C et le mois le plus chaud est le mois

de juillet avec une température maximale moyenne de 24.6 °C. Par rapport à ces moyennes, l'année d'étude est considérée comme une année sèche : en 2011, la température moyenne durant la saison de végétation était de 16.3 °C, les précipitations de 616 mm et l'indice de sécheresse de 0.52. En 2011, sur cette période, le mois le plus froid est celui d'avril avec une température minimale moyenne de 7.3 °C et le mois le plus chaud est août avec une température maximale moyenne de 24.5 °C.

3. Dispositif expérimental

3.1. Choix des parcelles d'étude

Une chronoséquence de trois peuplements de chênes sessiles de la forêt de Barbeau a été choisie : un fourré (arbres âgés de 8 ans en moyenne), un gaulis (arbres âgés de 20 ans en moyenne) et une futaie d'arbres matures (âgés d'environ 150 ans). Le fourré et le gaulis sont situés à proximité l'un de l'autre, dans la parcelle 7, et les arbres matures échantillonnés se trouvent dans la parcelle 5, où est située la tour à flux (Figure II.1)

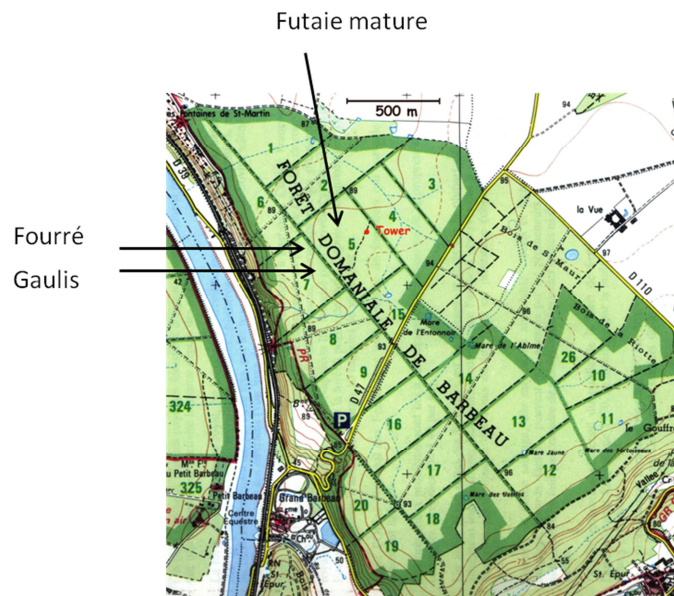


Figure II.1. Localisation des trois parcelles d'étude au sein de la forêt de Barbeau.

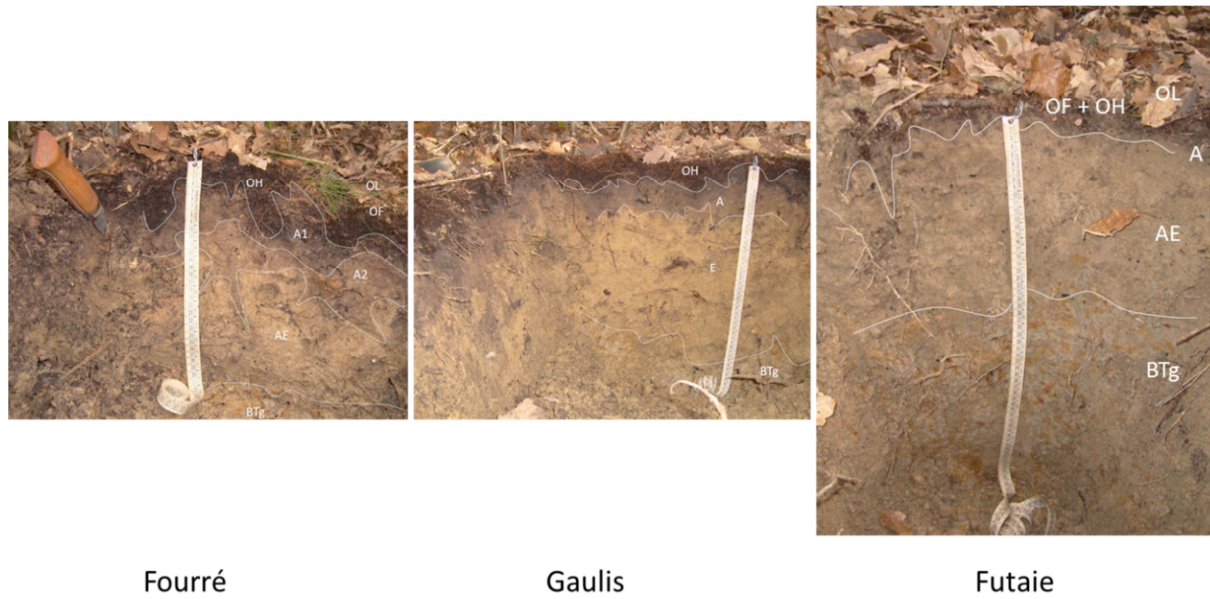


Figure II.2. Profil pédologique des trois parcelles étudiées de la forêt de Barbeau (crédit photo : Augusto Zanella).

Tableau II.1. Caractéristiques physico-chimiques et textures des horizons du sol de la forêt de Barbeau (Chemidlin-Prevost-Bouré, 2008).

Horizon	A1	A2	A2g	Btg	II Btg
<i>Granulométrie</i>					
Argiles (g/kg)	193	121	120	154	328
Limons fins (g/kg)	223	221	230	211	178
Limons grossiers (g/kg)	196	239	241	223	174
Sables fins (g/kg)	316	333	325	333	249
Sables grossiers (g/kg)	72	86	84	79	71
Carbone Organique (g/kg)	188	23	7.81	3.13	2.45
Densité apparente	1.2	1.3	1.5	1.5	1.5
pH					
pH eau	5.12	4.4	4.39	4.46	4.94
pH KCl	4.39	3.57	3.74	3.59	3.59
<i>Ions échangeables (cmol⁺/kg)</i>					
H ⁺	0.480	0.480	0.280	0.320	0.200
Ca ²⁺	13.400	0.724	0.116	0.333	5.630
Mg ²⁺	2.420	0.185	0.082	0.226	2.530
Na ⁺	0.121	0.019	0.016	0.032	0.105
K ⁺	0.767	0.174	0.076	0.092	0.242
Fe ²⁺	0.007	0.019	0.022	0.012	0.009
Mn ⁴⁺	1.440	0.296	0.066	0.042	0.088
Al ³⁺	0.187	2.490	2.970	4.020	4.070
Capacité d'Echange Cationique (cmol ⁺ /kg)	18.8	4.4	3.6	5.1	12.9
Somme des Bases échangeable (cmol ⁺ /kg)	16.7	1.1	0.3	0.7	8.5
Taux de saturation (%)	88.8	25.1	8.0	13.5	66.1

3.2. Description des parcelles d'étude

Les trois peuplements sont issus de régénération naturelle, ils sont équiens mais présentent toutefois une variabilité spatiale de l'âge du fait des aléas de la régénération.

Le fourré et le gaulis sont des parcelles quasi-monospécifiques de chênes sessiles structurées en bandes.

La futaie est un peuplement mature de chênes sessiles avec un sous-étage formé d'un taillis de charmes (*Carpinus betulus L.*). Le sous-étage est variable spatialement, le plus souvent dense, mais parfois absent et remplacé par de jeunes chênes de plein pied.

La parcelle 7, où se trouvent le fourré et le gaulis de notre étude, est caractérisée par un sol brunifié, peu différencié, développé sur une roche mère argileuse (pélosol) (Fédoroff, 1990). Son pH est acide (entre 4 et 6 sur les trois premiers horizons). L'humus du sol du fourré est de type amphi, celui du gaulis de type moder. La meulière est atteinte à partir de 0.3-0.4 m pour le fourré et 0.4-0.5 m pour le gaulis (Figure II.2). La futaie mature se trouve quant à elle sur un sol brun lessivé à pseudogley (parcelle 5) (Fédoroff, 1990). Le pH du sol où se trouvent les arbres matures échantillonnés de notre étude est acide : il varie de 4 pour l'horizon OH, à 6 pour l'horizon BTg. L'humus du sol est de type dysmull. La meulière est atteinte à partir de 0.6-0.7m. Les caractéristiques du sol (profil, texture, pH,...) de la futaie mature sont présentées dans le Tableau II.1, d'après les travaux de Chemidlin Prevost-Bouré (2008).

La circonférence et la hauteur moyennes des arbres dominants des parcelles sont décrites dans le Tableau II.2.

Tableau II.2. Caractéristiques des peuplements étudiés. Hauteur totale moyenne, circonférence de tronc moyenne au 18 mars 2011, masse foliaire par unité de surface maximale (LMAm_{max}) moyenne des arbres co-dominants et dominants et indice de surface foliaire (LAI) des trois parcelles d'étude. Les erreurs standards sont indiquées entre parenthèses. Toutes les données réfèrent au chêne sessile (n = 31 arbres pour le fourré, 25 pour le gaulis et 70 pour la futaie).

Caractéristiques	Parcelle		
	Fourré	Gaulis	Futaie
H moyenne (m)	3.21 (0.05)	8.47 (0.03)	27.53 (0.14)
C moyenne (cm)	5.40 (0.24)	22.54 (1.27)	182.42 (5.77)
LMAm _{max} moyen (g de MS/m ² de feuilles)	75.05 (4.01)	92.89 (2.23)	103.8 (7.37)
LAI (m ² de feuilles/ m ² de sol)	2.42	3.98	2.96

4. Inventaire des parcelles

Des « inventaires en plein » ont été réalisés sur les trois parcelles afin de connaître la densité d'arbres, leur circonférence de tronc et leur hauteur totale. Ces inventaires ont été réalisés en février 2012 pour le fourré et le gaulis. Il n'y a pas eu d'inventaire réalisé en 2012 pour la parcelle des arbres matures : l'inventaire utilisé est celui de février 2006. Les caractéristiques pour chaque parcelle sont présentées dans le Tableau II.3. La hauteur a été mesurée chez les arbres du gaulis et de la futaie à l'aide d'un clinomètre. Pour le fourré, la hauteur a été mesurée avec un télescomètre (bras télescopique gradué).

Tableau II.3. Date de l'inventaire, nombre d'arbres inventoriés et surface de sol inventoriée pour les trois parcelles

	Fourré	Gaulis	Futaie
Date	Février 2012	Février 2012	Février 2006
Nombre d'arbres	437	389	1905
Surface inventoriée (m ²)	60.2	163	89600

5. Estimation de la croissance en hauteur des arbres échantillonnés

Compte tenu de la difficulté pour mesurer la hauteur d'un arbre avec une précision suffisante pour calculer une croissance saisonnière, la hauteur a été estimée en utilisant les circonférences mesurées à toutes les dates d'échantillonnages et l'équation de Dhôte et de Hercé (1994). Cette dernière a été établie pour le chêne sessile de France, et permet de calculer la hauteur totale d'un arbre à partir de sa circonférence.

$$H = \frac{a + (p1 - a + p2 * C) - \sqrt{(p1 - a + p2 * C)^2 - 4 * p3 * (p1 - a) * p2 * C}}{2 * p3}$$

avec H , la hauteur totale de l'arbre (en m), C , la circonférence du tronc (en cm), et a , $p1$, $p2$ et $p3$, des paramètres ajustés à partir des mesures de circonférences et de hauteurs d'arbre effectuées lors de l'inventaire en plein (Tableau II.4).

L'utilisation de cette relation repose sur l'hypothèse que l'accroissement de la hauteur totale suit la même dynamique que celui de la circonférence de tronc de l'arbre.

Tableau II.4. Paramètres utilisés et R^2 des équations utilisées pour estimer les hauteurs totales de l'arbre pour chaque classe d'âge d'arbre.

Paramètres	Classe		
	Fourré	Gaulis	Futaie
a	0	0	1.300
$p1$	4.420	8.709	31.888
$p2$	1.271	0.765	0.708
$p3$	0.375	0.871	0.401
R^2	0.81	0.86	0.29

6. Protocole d'échantillonnage

Pour le gaulis et la futaie, six arbres dominants avec la même circonférence de tronc et le même statut phénologique (même date de débourrement) ont été suivis durant une année. Pour le fourré, à cause de la faible taille des arbres, les échantillonnages ont été effectués sur six arbres différents à chaque date d'échantillonnage. Les arbres ont été échantillonnés entre

l'hiver 2011 et l'hiver 2012 : toutes les semaines de mars à juin 2011, deux fois en été, et toutes les deux semaines après le début du jaunissement (entre octobre et décembre 2011).

A chaque échantillonnage, les feuilles de lumière, les branches de l'année (branches n) et celles de l'année précédente (branches n-1), le bois du tronc, les grosses racines et les racines moyennes et fines (diamètre < 10 mm) ont été prélevés.

Une dizaine de branches et les feuilles de lumière qu'elles portaient ont été prélevées dans le haut du houppier des arbres matures via des tirs au fusil. Une à deux branches et les feuilles de lumière des arbres du fourré et du gaulis ont été quant à elles prélevées avec un échenilloir. Deux carottes de tronc et de grosses racines ont été prélevées chez les arbres matures afin d'obtenir des échantillons d'écorce + phloème et de bois. Des disques (14 mm) de tronc ont également été collectés chez les arbres du gaulis à 130 cm le 18 mars, le 18 mai, le 8 juin 2011 et le 1^{er} février 2012. Des micro-carottes de tronc ont été prélevées chez les arbres du fourré le 18 mars 2011. Trois des six arbres échantillonnés du fourré ont été abattus le 18 mai, le 8 juin et le 30 août 2011 et six arbres le 1^{er} février 2012 ; le tronc a alors été échantillonné à ces dates. Les racines fines et moyennes ont été prélevées à la base d'une grosse racine pour les arbres matures et à la base du tronc pour les arbres des deux autres peuplements. Les racines moyennes et fines ont été rassemblées pour les analyses.

Afin d'éviter tout effet de l'heure d'échantillonnage sur les concentrations des composés analysés, les prélèvements ont toujours été réalisés entre 10 h et 13 h UT. Tous les tissus végétaux ont été apportés au laboratoire dans une glacière remplie de pains de glace. Les racines ont été lavées, les branches ont été découpées par unité de croissance et les carottes de tronc et de grosses racines ont été découpées tous les centimètres après avoir isolé l'écorce et le phloème. Tous les échantillons ont été congelés à – 20 °C, en attendant d'être lyophilisés et broyés en poudre fine pour analyses.

7. Caractérisation de la phénologie et de la croissance des différentes parcelles

7.1. Croissance radiale du tronc








Depuis 2006, la circonférence du tronc de 60 arbres dominants ou co-dominants de la futaie est mesurée hebdomadairement grâce à des dendromètres (DB20, EMS Brno, Brno, Czech Republic) posés à hauteur de la poitrine (130 cm). 10 arbres dominants (dont les 6 arbres échantillonnés pour les analyses biochimiques) ont également été équipés de dendromètres le 16 mars 2011. Leur accroissement en circonférence a été mesuré hebdomadairement du 16 mars 2011 au 8 juin 2011, le 13 et 28 juillet puis toutes les semaines à partir du 28 juillet 2011.

La croissance radiale a été suivie chez 25 arbres dominants ou co-dominants du gaulis avec un pied à coulisse digital à 120 cm du sol et chez 31 arbres dominants ou co-dominants du fourré avec un pied à coulisse digital à 80 cm du sol, toutes les semaines du 18 mars au 8 juin 2011, puis le 13 et le 28 juillet, le 18 et 30 août et le 3 octobre 2011. Une dernière mesure sur les arbres du fourré et du gaulis a été réalisée le 1^{er} février 2012.

7.2. Débourrement

Le développement des bourgeons a été décrit selon 7 stades (Tableau II.5). Les arbres suivis en croissance de tronc (seulement 10 parmi les 70 arbres suivis en croissance pour la futaie) ont été observés toutes les semaines dès la fin du mois de mars pour suivre le développement des bourgeons. Des observations visuelles ont permis de définir le stade de développement de chaque arbre et la date de débourrement de chaque arbre a été définie comme étant la date où au moins 50% des bourgeons du houppier sont au stade b3 (Vitasse *et al.*, 2009). La date de débourrement du peuplement est atteinte lorsque 90 % des arbres de la parcelle a débourré.

Tableau II.5. Classification du développement des bourgeons selon les différents stades définis.

Stade	Niveau de débourrement	
b0	le bourgeon est quiescent	
b1	le bourgeon se gonfle	
b2	il y a ouverture du bourgeon, les écailles sont écartées	
b2+	la pointe du bourgeon est sortie et le limbe n'est pas visible	
b3	le limbe est visible, un peu séparé du bourgeon	
b3+	le limbe est visible mais pas étalé	
b4	le limbe est étalé à plat	

7.3. Maturation foliaire

7.3.1. Indice de surface foliaire

L'indice de surface foliaire, *LAI*, correspond à la surface de feuilles rapportée à la surface de sol.

Le couvert des peuplements forestiers intercepte le rayonnement solaire incident essentiellement au niveau des feuilles. Cette propriété est alors généralement utilisée pour apprécier indirectement l'indice foliaire depuis le sol en utilisant des modèles d'extinction du rayonnement incident par le couvert. Ces modèles nécessitent une mesure d'éclairement simultanément sous le couvert et à l'extérieur du couvert et des hypothèses sur la distribution des feuilles (Bréda, 1999).

Pour la futaie, le LAI a été estimé grâce au LAI-2000 Plant Canopy Analyser (LI-COR Inc., Nebraska, USA). Cet outil est utilisé pour mesurer le rayonnement incident et transmis au sein du peuplement. Selon la méthode décrite dans Dufrêne et Bréda (1995), environ 154 mesures sont réalisées sous le couvert le long d'un transect (mesures espacées d'environ 8 m les unes des autres) et une mesure référente hors couvert est prise avant et après les mesures sous couvert le 20 juillet 2011. Les données recueillies sont ensuite extraites et analysées par le logiciel Li-Cor program (C2000; Li-Cor 1992). Le LAI mesuré selon cette méthode en 2011 inclus les chênes et le taillis de charmes, sans possibilité de séparer les deux espèces. En 2012, dix bacs de récupération de litière ont été disposés dans la parcelle mature, permettant de connaître la proportion de litière du chêne sessile par rapport à celle du charme. Le LAI du chêne sessile en 2011 a été calculé, en utilisant le LAI total (chêne + charme) de 2011 et la proportion estimée en 2012, en supposant que la proportion de litière du chêne par rapport à celle du charme est la même pour les deux années.

Pour le fourré et le gaulis, cinq capteurs de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) (fabriqués au laboratoire ESE) ont été installés dans la bande, sous les arbres, à 10 cm du sol (Figure II.3). Ces capteurs permettent de mesurer le rayonnement visible transmis. Des capteurs ont également été installés dans l'interbande (3 et 2 respectivement pour le fourré et le gaulis) pour avoir une mesure représentative de l'ensemble du peuplement. Un capteur

réfèrent a été disposé en dehors des parcelles, dans une zone dégagée pour mesurer le rayonnement incident.

Les mesures sont réalisées toutes les 20 secondes puis moyennées à un pas de temps semi-horaire et enregistrées sur des centrales d'acquisition de données (CR23X pour le fourré et CR10X pour le gaulis, Campbell Scientific Ltd., Antony, France).

Le LAI a été calculé en utilisant le modèle de Monsi et Saeki (1953), dans lequel l'extinction du rayonnement dans le couvert suit une loi exponentielle :

$$I_t = I_0 * e^{-k_{PAR} * LAI}$$

Avec I_t , le PAR transmis ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), I_0 , le PAR incident ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), k_{PAR} , le coefficient d'extinction du couvert, et LAI l'indice de surface foliaire (m^2 de feuilles/ m^2 de sol).

La valeur de k_{PAR} (0.647) utilisée a été établie sur la futaie mature à partir des mesures de LAI et de PAR réalisées en 2009 et 2010, en faisant l'hypothèse que le k_{PAR} était le même pour le fourré et le gaulis. Le LAI moyen pour le fourré et le gaulis a été obtenu en moyennant toutes les valeurs entre 11 et 13 h UT, entre le 30 avril et le 3 octobre 2011 (période durant laquelle le LAI est maximal).

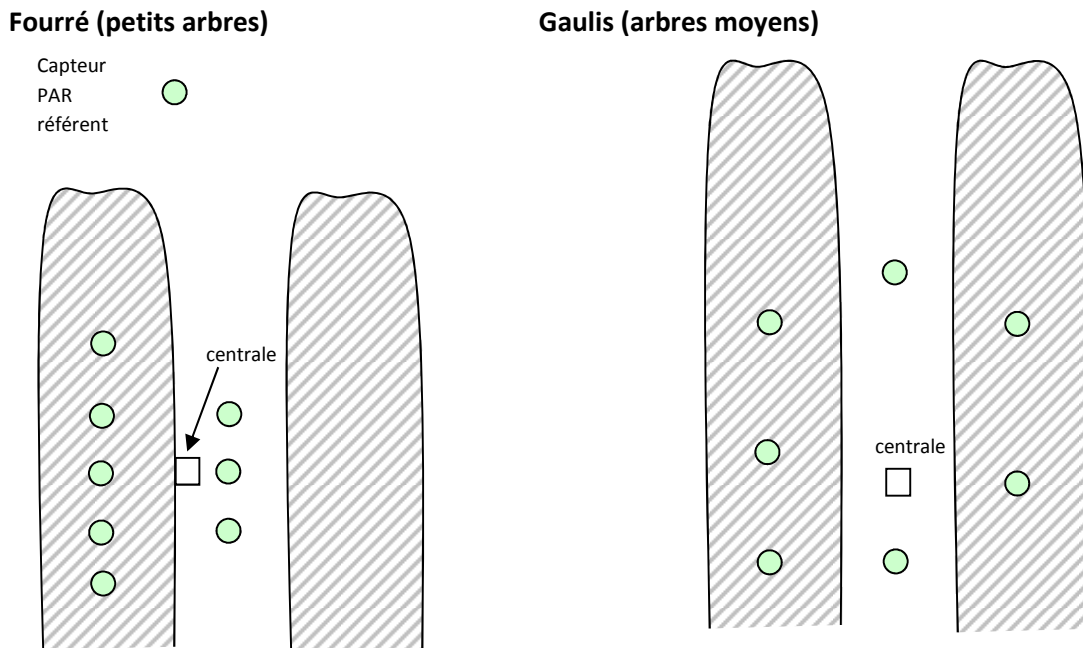


Figure II.3. Schéma représentatif de l'installation des capteurs PAR pour les parcelles des petits et moyens arbres.

7.3.2. Masse foliaire par unité de surface (LMA)

La masse foliaire sèche et la surface foliaire ont été mesurées à chaque date d'échantillonnage. Onze feuilles de lumière de chaque arbre échantillonné ont été prélevées pour chaque parcelle. La surface foliaire a été mesurée grâce à un planimètre ΔT Area Meter (Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK). En supplément, les masses et surfaces foliaires ont été mesurées à l'échelle du peuplement pour le fourré par prélèvement aléatoire dans le couvert de 30 feuilles de lumière et 30 feuilles d'ombre sur plusieurs arbres du peuplement.

7.4. Jaunissement foliaire

Le suivi de la teneur foliaire en chlorophylle des feuilles est un bon indicateur du stade de développement et du jaunissement des feuilles. La teneur surfacique en chlorophylle (Chl_a) (en g/m^2 de feuille) a été mesurée à chaque date d'échantillonnage grâce à un appareil de mesure optique non destructif, le Dualex 4© (Force-A, Orsay, France) (Cеровic *et al.*, 2012). Ces mesures ont été réalisées sur six feuilles de chaque arbre, avec quatre mesures sur la face adaxiale et quatre mesures sur la face abaxiale. Les quatre mesures de chlorophylle par face ont été moyennées, puis les six feuilles par arbre ont également été moyennées pour avoir une valeur moyenne par arbre. Les teneurs en chlorophylle de la face abaxiale et adaxiale étant fortement corrélées (Figure II.4), seules les teneurs de la face adaxiale ont été prises en compte. La teneur massique en chlorophylle (Chl_m) a été obtenue en multipliant la teneur surfacique de chlorophylle par le LMA.

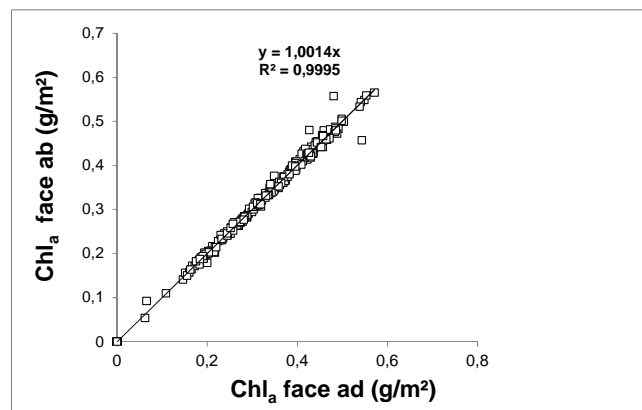


Figure II.4. Corrélation entre la teneur de chlorophylle surfacique (Chl_a) foliaire moyenne par arbre de la face adaxiale (ad) et celle de la face abaxiale (ab) ($n = 6$ feuilles \times arbres \times 3 classes).

8. Choix des dates phénologiques clés pour les analyses biochimiques

Sept dates phénologiques clés ont été définies pour étudier la dynamique des réserves carbonées et azotées chez le chêne sessile (Tableau II.6). Ces dates ont été choisies en fonction de différentes données d'observation de la phénologie, de la dendrochronologie et des dates d'échantillonnage du tronc. Les sept dates correspondent à : la période hivernale de 2011 (correspondant à un stade où l'arbre ne croît pas et n'a pas de feuilles) ; le débourrement ; la période d'expansion foliaire ; la maturité foliaire ; la fin de la période de croissance du bois, correspondant à la fin de l'été 2011 ; le jaunissement foliaire ; l'hiver 2012.

- *Débourrement*

La date de débourrement des arbres dominants de la futaie a été déterminée au 4 avril 2011. Le débourrement des arbres du fourré et du gaulis a été observé une semaine plus tard, respectivement le 17 et le 14 avril. Les dates du 19 avril pour les arbres de la futaie et du 26 avril pour les arbres du fourré et du gaulis ont été choisies pour représenter la période du débourrement, soit une semaine après la véritable date du débourrement. Ces dates ont été choisies car elles permettent d'avoir suffisamment de matériel biologique afin de réaliser le dosage des concentrations en composés carbonés et azotés foliaires.

- *Expansion foliaire*

La date du 18 mai 2011 a été choisie car elle correspond à un état de développement foliaire (Annexe 1, Figure A.1) où des prélèvements de tronc ont été effectués pour chaque classe d'âge d'arbre.

- *Maturité foliaire*

Le LMA atteint son maximum au 25 mai 2011 pour les arbres du fourré et du gaulis (Annexe 1, Figure A.1). Pour les arbres de la futaie, le LMA subit de fortes variations entre le 18 et le 8 juin 2011, nous supposons alors que la date du LMA maximal est comprise entre ces deux dates (Annexe 1, Figure A.1). La date du 8 juin 2011 a été choisie pour toutes les classes d'âge pour représenter la maturité foliaire car elle correspond à une période où la maturité foliaire était atteinte et à une date où un prélèvement de tronc a été effectué pour tous les peuplements.

- *Fin de croissance de bois*

En l'absence de mesures hebdomadaires de la circonférence des arbres durant l'été 2011, la fin de la croissance du bois de tronc est estimée entre le 13 et le 28 juillet 2011 pour les arbres du fourré et du gaulis (Annexe 2, Figure A.6). Le suivi sur les 60 arbres de la futaie (suivis hebdomadairement depuis 2006) a permis de déterminer que la fin de croissance du bois a eu lieu en moyenne le 19 juillet 2011 (données non présentées). La date du 30 août 2011 a été choisie pour représenter la fin de la croissance du bois pour les trois peuplements car le tronc a été échantillonné à cette date chez les arbres du fourré et de la futaie.

- *Jaunissement*

Le jaunissement foliaire a été déterminé comme étant la date où une diminution de 50 % de la teneur surfacique en chlorophylle rapportée à la valeur estivale maximale est observée. La teneur en chlorophylle chute fortement après le 19 octobre 2011 pour toutes les classes d'âge (Annexe 1, Figure A.2). La durée du jaunissement foliaire augmente avec l'âge du peuplement : il est achevé entre le 2 et le 15 novembre pour les arbres du fourré et du gaulis et entre le 15 novembre et le 14 décembre pour les arbres de la futaie. La date choisie pour être représentative du jaunissement est le 2 novembre pour le gaulis. La même date a été choisie pour la futaie car les teneurs en chlorophylle aux dates du 2 et du 15 novembre sont significativement les mêmes, et que nous disposions d'une biomasse de feuilles vivantes plus importante à la date du 2 novembre qu'à la date de 15 novembre. Pour le fourré, compte tenu de la rapide sénescence des feuilles, peu d'individus suivis étaient encore dans une période de jaunissement foliaire. La date du 19 octobre a donc été choisie.

Tableau II.6. Dates des 7 stades phénologiques clés retenues pour les analyses sur les arbres échantillonnés.

Parcelle	Saison de végétation						
	Dormance	Débourrement	Expansion	Maturité	Fin de	Jaunissement	Dormance
	2011		foliaire	foliaire	croissance du bois		2012
Fourré	18 Mars	26 Avril	18 Mai	8 Juin	30 Août	19 Octobre	1 ^{er} Février
Gaulis	18 Mars	26 Avril	18 Mai	8 Juin	30 Août	2 Novembre	1 ^{er} Février
Futaie	16 Mars	19 Avril	18 Mai	8 Juin	30 Août	2 Novembre	1 ^{er} Février

9. Quantification des composés carbonés et azotés

Le dosage des composés nécessite au préalable une extraction de la fraction soluble (contenant les protéines, les sucres solubles, les acides aminés, les acides organiques,...) de la poudre végétale. La fraction soluble est extraite à partir de la méthode de Damesin et Lelarge (2003), décrite dans l'Annexe 3. 50 mg de poudre de matériel lyophilisé sont solubilisés dans 1 mL d'eau. Après centrifugation, le surnageant est chauffé à 100 °C puis centrifugé à nouveau pour éliminer les protéines. Cette fraction soluble déprotéinée est ensuite utilisée pour quantifier les sucres solubles et les acides aminés.

9.1. Les composés carbonés

Le dosage de l'amidon est basé sur une technique gravimétrique qui permet de récupérer l'amidon contenu dans la poudre végétale dont la fraction soluble a été extraite. Le culot est lavé avec de l'éthanol jusqu'à disparition de tous les pigments, et est ensuite utilisé pour l'extraction de l'amidon. L'amidon du culot est solubilisé par de l'HCl 6N puis précipité par du méthanol pendant une nuit. L'amidon est ensuite récupéré par centrifugation (20 min, 12000 g, 5 °C) et transféré via du méthanol dans des tubes Eppendorf préalablement pesés. Après séchage à 40 °C durant une nuit, les tubes sont pesés à nouveau pour connaître le poids d'amidon.

Le protocole utilisé est celui décrit par Damesin et Lelarge (2003) est détaillé précisément dans l'Annexe 3.

Le dosage des sucres solubles de la fraction soluble (glucose, fructose et saccharose) est basé sur la méthode enzymatique de Stitt *et al.* (1989), et a été réalisé par l'équipe de l'INRA – UMR 1332 Biologie du Fruit et Pathologie (Bordeaux). Après une transformation du glucose en glucose-6-phosphate et du fructose en fructose-6-phosphate catalysée par l'hexokinase en présence d'ATP, le glucose-6-phosphate est oxydé via la glucose-6-phosphate déshydrogénase ce qui conduit à la réduction du NADP^+ en NADPH. L'ajout de phosphoglucose isomérase permet ensuite de quantifier le fructose (conversion du fructose-6-phosphate en glucose-6-phosphate). Enfin, l'ajout d'invertase permet de quantifier le saccharose (dégradation en glucose + fructose). Le NADPH formé est quantifié par une mesure d'absorbance à 340 nm par un lecteur de microplaques (SAFAS MP 96, Safas, Monaco). Les concentrations des trois sucres sont ensuite calculées en utilisant la

stoechiométrie entre la concentration en glucose et le NADPH formé. Le protocole est détaillé en Annexe 4.

9.2. Les composés azotés

Les protéines solubles sont extraites directement de la poudre végétale grâce à un tampon d'extraction (composé de $\text{Na}_2\text{HPO}_4/\text{KH}_2\text{PO}_4$, de PEG, de PVP et de DTT) et d'un broyage au broyeur à billes pendant 2 x 2 min. Après centrifugation, le surnageant contenant les protéines est récupéré et les protéines sont quantifiées par la méthode de Bradford [Bradford Protein Assay, Biorad, US (Bradford, 1976)] en utilisant la BSA comme protéine standard. La lecture d'absorbance à 595 nm a été effectuée grâce à un spectrophotomètre (UVIKON 932, NorthStar, UK). Le protocole utilisé est celui décrit par Bazot *et al.* (2013) est décrit en Annexe 5.

Les concentrations des acides aminés ont été déterminées, à partir du même extrait de fraction soluble utilisé pour la quantification des sucres solubles, grâce à la méthode de fluorescence décrite par Bantan-Polak *et al.* (2001). Le dosage a été réalisé par l'équipe de l'INRA – UMR 1332 Biologie du Fruit et Pathologie (Bordeaux). Chaque acide aminé est marqué avec la fluorescamine et la molécule résultante est détectée par fluorescence, avec un filtre d'excitation de 405 nm et un filtre d'émission de 485 nm. La mesure de la fluorescence a été réalisée par un lecteur de microplaques (SAFAS MP 96, Safas, Monaco). Le glutamate est utilisé comme standard. En effet, c'est l'un des acides aminés le plus abondant chez de nombreux organismes et son coefficient de réponse est très proche du coefficient moyen calculé pour l'ensemble des acides aminés (Annexe 6).

Suite à des problèmes techniques liés aux dosages des composés, les concentrations en protéines solubles du 30 août n'ont pu être déterminées.

9.3. C et N totaux

Le C et l'N total ont été dosés par chromatographie en phase gazeuse par un auto-analyseur carbone/azote (Flash EA 1112, Thermo Finnigan, laboratoire Stable Isotope Facility, Université de Davis, Californie). 5 mg environ de poudre végétale sont pesés exactement dans une nacelle en étain. La nacelle subit une combustion à 1030 °C sous un flux d'oxygène et d'hélium (débits de 220 mL/min et 120 mL/min, respectivement). Les différents éléments

résultant de la combustion sont ensuite séparés par chromatographie sur colonne en phase gazeuse et détectés par catharométrie. La concentration en carbone et en azote de l'échantillon est calculée à partir d'une calibration de l'appareil réalisée au préalable avec un étalon d'atropine pour le carbone et d'acide glutamique pour l'azote. Ces molécules présentent un rapport C/N voisin de celui du matériel végétal analysé.

10. Statistiques

Pour l'ensemble des résultats obtenus, une analyse de variance (ANOVA) à un ou deux facteurs et un test HSD-Tukey ont été utilisés pour tester statistiquement l'effet de l'âge de l'arbre, de la date d'échantillonnage et du compartiment sur les variables étudiées.

La normalité et l'homoscédasticité des données ont été testées au préalable avec les tests de Shapiro-Wilk et de Fisher. Si les données ne remplissaient pas les conditions d'application des tests paramétriques, des transformations logarithmiques ont été effectuées au préalable. Les différences ont été considérées comme significatives au seuil de 5%.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le programme R, version 2.14.1 (R Development Core Team 2011).

**Chapitre III - Effet de l'âge de l'arbre sur les
dynamiques saisonnières des concentrations en
composés carbonés et azotés de réserve chez le chêne
sessile**

1. Introduction

La forte saisonnalité du climat tempéré et le caractère pérenne des espèces ligneuses forestières imposent à l'arbre des adaptations de ses cycles fonctionnements carboné et azoté pour optimiser l'utilisation des ressources. Une de ces adaptations consiste à stocker le carbone et l'azote sous forme de réserves.

Le carbone est principalement stocké sous forme d'amidon (Tromp, 1983 ; Millard *et al.*, 2007 ; Millard et Grelet, 2010 ; Bazot *et al.*, 2013) mais également sous forme de sucres solubles, en plus faible proportion (Hoch, 2007). Les protéines végétatives de stockage (VSP) sont les principaux composés de stockage d'azote (Staswick, 1994 ; Millard et Grelet, 2010 ; Valenzuela Nunez *et al.*, 2011), mais les acides aminés contribuent également de manière non négligeable aux réserves azotées (Dickson, 1989). Chez les arbres matures décidus des régions tempérées, les réserves carbonées sont formées durant la saison de végétation et atteignent leur concentration maximale au jaunissement (Barbaroux et Bréda, 2002 ; Hoch *et al.*, 2003 ; Millard et Grelet, 2010 ; El Zein *et al.*, 2011b ; Bazot *et al.*, 2013 ; Richardson *et al.*, 2013). Les réserves azotées sont quant à elles synthétisées principalement entre la fin de l'été et le jaunissement (Gomez et Faurobert, 2002 ; Valenzuela Nunez *et al.*, 2011). Les réserves sont utilisées au cours de l'hiver pour l'entretien des tissus et sont remobilisées au printemps pour la croissance des nouveaux organes (Millard, 1996 ; Cooke et Weih, 2005 ; Bazot *et al.*, 2013). L'accumulation du C sous forme de réserves se fait dans tout l'arbre (Millard et Grelet, 2010), mais quelques compartiments jouent un rôle plus important que d'autres dans le stockage. Les dynamiques saisonnières du C ont lieu principalement dans les branches et les organes souterrains (Tromp, 1983 ; Genet *et al.*, 2010 ; Valenzuela Nunez *et al.*, 2011 ; Bazot *et al.*, 2013). Les parties les plus jeunes de l'arbre (les racines moyennes et fines, les branches et les cernes les plus récents du tronc) sont les principaux compartiments de stockage de l'N en terme de teneur (Sauter *et al.*, 1989 ; Valenzuela Nunez *et al.*, 2011 ; Bazot *et al.*, 2013).

Les composés carbonés non structuraux (TNC) et azotés non structuraux (TNNC) apportent le carbone et l'azote pour différentes fonctions-puits du métabolisme de l'arbre comme la croissance, le stockage, la respiration, la reproduction ou encore la défense contre différents stress biotiques ou abiotiques. Une explication possible de la diminution de la productivité avec l'âge de l'arbre serait que l'allocation de la ressource entre ces différentes fonctions puits de carbone et d'azote est modifiée au cours du développement de l'arbre, comme supposé par

Genet *et al.* (2010). L'étude des dynamiques saisonnières des TNC et TNNC au sein de l'arbre est une étape dans la compréhension de l'effet de l'âge dans l'allocation de la ressource. Les relations entre l'âge et les concentrations en TNC de l'arbre ont été partiellement établies en utilisant des échantillons prélevés à la fin de la saison de croissance. Les résultats sont très contrastés : les concentrations en TNC diminuent avec la taille de l'arbre dans les feuilles, le tronc et les racines chez des pousses de trois espèces d'arbre (Machado et Reich, 2006), tandis que les concentrations en TNC restent stables ou augmentent avec la taille de l'arbre dans les branches, les feuilles et le tronc chez le pin ponderosa (Sala et Hoch, 2009), ou encore restent stables avec l'âge de l'arbre dans le tronc et les racines de *Nothofagus pumilio* (Piper et Fajardo, 2011). Genet *et al.* (2010) montrent, à deux dates d'échantillonnage (mai et octobre), qu'il n'y a pas de variations des concentrations en TNC dans le tronc avec l'âge pour une chronoséquence de chênes sessiles âgés de 30 à 134 ans et de hêtres âgés de 14 à 175 ans. En revanche, dans les grosses racines, les concentrations diminuent fortement jusqu'à l'âge de 35 ans chez le hêtre et de 75 ans chez le chêne. Cette forte diminution est suivie par une baisse constante, mais faible, de la concentration en TNC jusqu'à 200 ans chez le hêtre, et par une stabilisation jusqu'à 145 ans chez le chêne. Par ailleurs, ces auteurs observent une augmentation de l'allocation des TNC aux fonctions de stockage et de reproduction avec l'âge pour la chronoséquence de hêtres, tandis que l'équilibre entre la croissance et le stockage reste stable au sein de la chronoséquence de chênes sessiles. Il n'existe toutefois pas d'étude de l'effet de l'âge sur les concentrations en TNNC. De plus, aucune étude à notre connaissance n'a caractérisé l'influence de l'âge sur les dynamiques saisonnières des concentrations en TNC et TNNC de l'arbre.

Le principal objectif de notre étude est de tester les effets de l'âge de l'arbre sur les dynamiques saisonnières des composés carbonés et azotés non structuraux en conditions *in situ*, chez une espèce d'arbre décidue tempérée, le chêne sessile (*Quercus petraea*). Nous avons suivi les variations des concentrations en TNC et TNNC au sein d'une chronoséquence de chênes sessiles de trois âges : 8, 20 et 150 ans. Les principaux organes en terme de dynamiques de réserves de carbone et d'azote, à savoir les branches les plus récentes et les racines moyennes et fines, ont été échantillonnés durant un an, en s'appuyant sur des stades phénologiques clés pour déterminer l'influence de l'âge de l'arbre sur les schémas saisonniers des réserves carbonées et azotées.

Tableau III.1. Analyses de variance de l'effet de la classe d'âge d'arbre, de la date d'échantillonnage et de l'interaction de ces deux facteurs sur les concentrations en amidon, sucres solubles, protéines solubles, acides aminés, TNC et TNNC des branches n-1, des branches n et des racines moyennes et fines. Les valeurs en gras indiquent des effets significatifs.

Compartiment	Composé	Classe			Date			Classe x Date		
		<i>ddl</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>ddl</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>ddl</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Branches n-1	Amidon	2	4.97	0.0088	6	34.08	<0.0001	12	3.69	0.0001
	Sucres solubles	2	4.95	0.009	6	16.17	<0.0001	12	6.74	<0.0001
	Protéines solubles	2	2.18	0.1184	6	42.37	<0.0001	12	6.04	<0.0001
	Acides aminés	2	66.36	<0.0001	6	12.26	<0.0001	12	5.95	<0.0001
	TNC	2	3.89	0.0236	6	45.19	<0.0001	12	2.20	0.0174
	TNNC	2	40.79	<0.0001	6	20.65	<0.0001	12	5.76	<0.0001
Branches n	Amidon	2	1.74	0.1813	5	65.04	<0.0001	10	3.77	0.0003
	Sucres solubles	2	2.88	0.0614	5	29.79	<0.0001	10	1.64	0.1083
	Protéines solubles	2	3.93	0.0233	5	41.31	<0.0001	10	4.10	0.0001
	Acides aminés	2	28.22	<0.0001	5	44.59	<0.0001	10	8.89	<0.0001
	TNC	2	0.39	0.6756	5	86.10	<0.0001	10	3.47	0.0007
	TNNC	2	25.90	<0.0001	5	52.75	<0.0001	10	8.18	<0.0001
Racines moyennes et fines	Amidon	2	7.67	0.0008	6	6.92	<0.0001	12	2.91	0.0019
	Sucres solubles	2	8.93	0.0003	6	4.19	0.0009	12	4.04	<0.0001
	Protéines solubles	2	0.30	0.7387	6	25.43	<0.0001	12	2.19	0.0182
	Acides aminés	2	14.95	<0.0001	6	3.16	0.0074	12	1.54	0.123
	TNC	2	13.05	<0.0001	6	9.16	<0.0001	12	5.13	<0.0001
	TNNC	2	14.21	<0.0001	6	8.04	<0.0001	12	1.44	0.162

Nous avons pour objectif dans cette étude de tester les hypothèses suivantes : (1) les dynamiques saisonnières de stockage/remobilisation des réserves carbonées et azotées sont différents entre les classes d'âge, en lien avec les événements phénologiques et de croissance clés ; (2) les compartiments de l'arbre ont des fonctions différentes dans les processus de remobilisation/stockage du carbone et de l'azote avec l'âge de l'arbre.

2. Résultats

2.1. Effet de l'âge de l'arbre et de la date d'échantillonnage sur les dynamiques saisonnières globales des composés carbonés et azotés

Les analyses de variance montrent des effets significatifs de la date d'échantillonnage sur les concentrations en TNC, TNNC, amidon, sucres solubles, protéines solubles et acides aminés pour tous les compartiments (Tableau III.1). L'effet de l'âge de l'arbre est significatif pour les TNNC, les protéines et les acides aminés des branches n et pour les TNC, les TNNC, l'amidon, les sucres solubles et les acides aminés des branches n-1 et des racines moyennes et fines. Une interaction significative entre l'effet de l'âge et la date d'échantillonnage est également observée pour tous les composés et tous les compartiments sauf pour les sucres solubles des branches n et les acides aminés des racines moyennes et fines (Tableau III.1).

2.2. Schémas généraux et effet de l'âge sur les dynamiques saisonnières

2.2.1. Les composés carbonés

2.2.1.1. Remobilisation du C entre l'hiver 2011 et le débourrement

Aux dates d'échantillonnage de l'hiver 2011 et du débourrement, il n'y a pas d'effet significatif de l'âge sur les concentrations en TNC des branches n-1 et des racines moyennes et fines. Entre ces deux dates, une diminution significative des concentrations en TNC est observée pour les branches n-1 chez tous les âges, alors qu'il n'y a pas de diminution significative pour les racines moyennes et fines (Annexe 7, Figure 1).

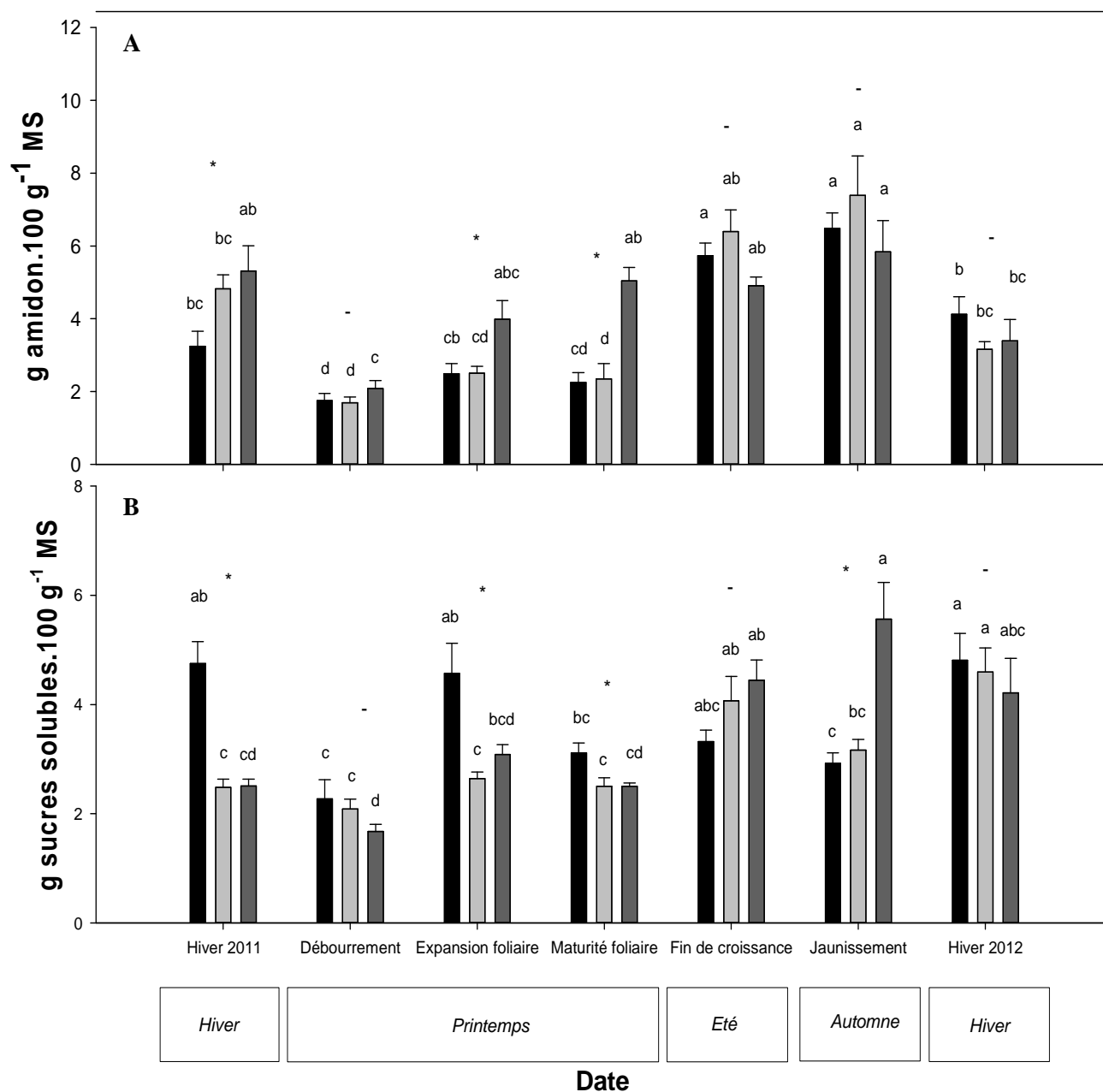


Figure III.1. Concentrations en amidon (A) et en sucres solubles (B) des branches n-1 pour les arbres du fourré (noir), du gaulis (gris clair) et de la futaie (gris foncé). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). Pour chaque date, les différences significatives entre les classes d'âge sont représentées par « * » et un effet non significatif de l'âge par « - » ($p < 0.05$).

En considérant séparément les concentrations en amidon et en sucres solubles, une différence significative entre les classes d'âge est observée pour les branches n-1. En effet, pour l'amidon, on observe : i) une concentration en amidon en hiver 2011 significativement plus grande chez les arbres de la futaie que chez les arbres du fourré (+ 39 %), celles des arbres du gaulis présentant une valeur intermédiaire ; ii) une amplitude de diminution de la concentration en amidon entre les deux dates différente selon l'âge de l'arbre : la diminution est en moyenne de 60 % pour les arbres de la futaie, 65 % pour ceux du gaulis et 46 % pour ceux du fourré. Au débourrement, la concentration en amidon des branches n-1 n'est significativement pas différente entre les classes. Elle atteint une concentration moyenne de $1.84 \text{ g.}100 \text{ g}^{-1}$ de matière sèche (MS) (Figure III.1 A).

Concernant les sucres solubles, on observe : i) une concentration en hiver 2011 significativement plus grande (+ 90 %) chez les arbres du fourré que chez les deux autres classes d'âge ; ii) une évolution de la concentration des sucres solubles des branches n-1 entre les deux dates différente entre les classes : la concentration en sucres solubles dans les branches n-1 diminue significativement de 52 % pour les arbres du fourré et de 36 % pour les arbres de la futaie, alors qu'elle ne varie significativement pas pour les arbres du gaulis. Au débourrement, la concentration en sucres solubles des branches n-1 n'est significativement pas différente entre les âges. Elle atteint une concentration moyenne de $2.01 \text{ g.}100 \text{ g}^{-1}$ de MS (Figure III.1 B).

Pour les racines moyennes et fines, il n'y a pas de différence de concentration en amidon entre les âges pour les deux dates d'échantillonnage et la concentration en amidon ne varie significativement pas entre les deux dates pour les trois classes. Cependant, pour les arbres du fourré, une diminution significative de 73 % de la concentration en sucres solubles entre les deux dates est observée (Figure III.3).

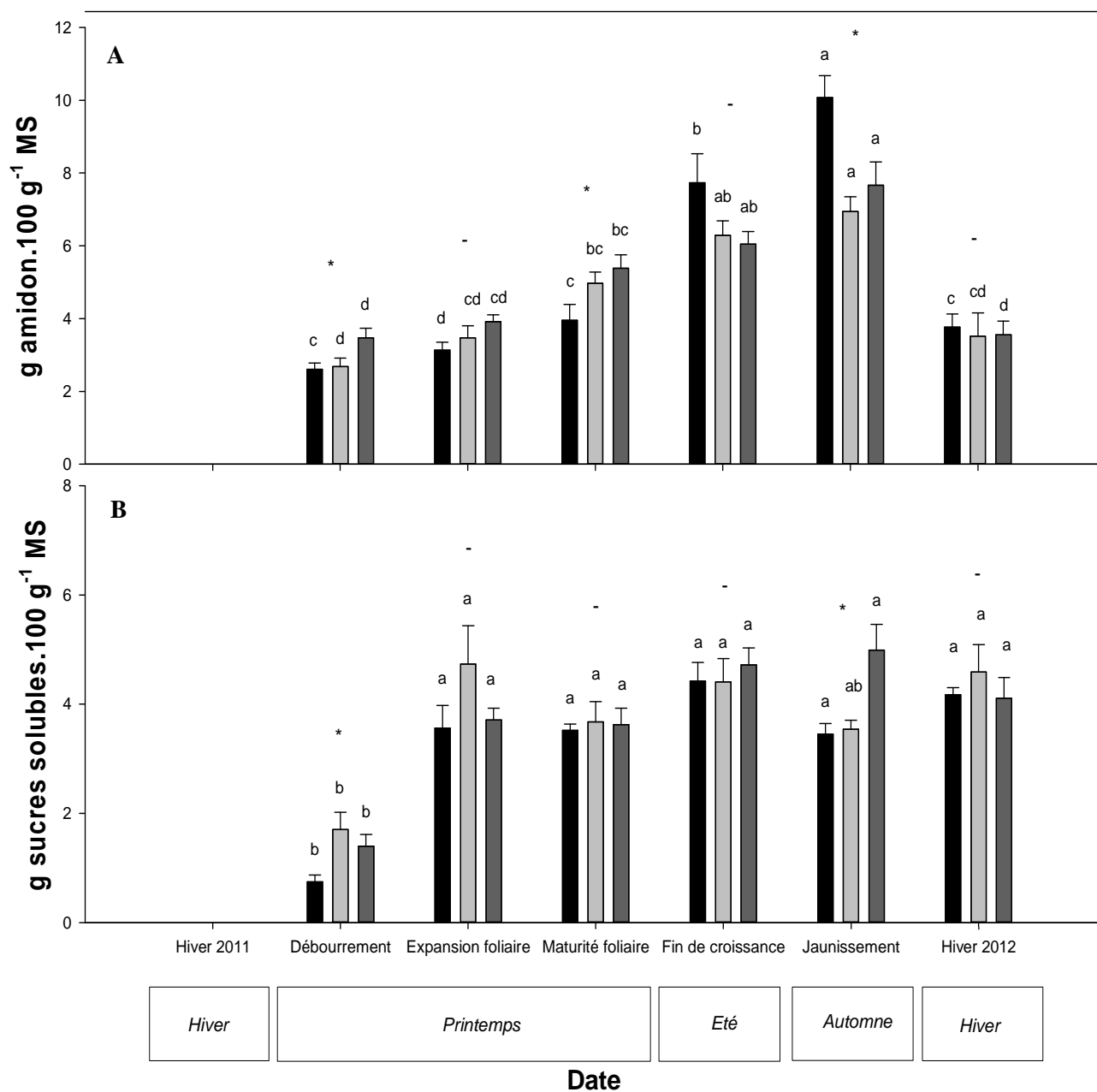


Figure III.2. Concentrations en amidon (A) et en sucres solubles (B) des branches n pour les arbres du fourré (noir), du gaulis (gris clair) et de la futaie (gris foncé). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). Pour chaque date, les différences significatives entre les classes d'âge sont représentées par «*» et un effet non significatif de l'âge par «-» ($p < 0.05$).

2.2.1.2. Formation des réserves carbonées durant la saison de végétation, entre le débourrement et le jaunissement

Chez toutes les classes d'âge d'arbre, une augmentation significative des concentrations en TNC des branches n-1 et des branches n est observée au cours de la saison de végétation. Pour les racines moyennes et fines, la concentration en TNC reste stable au cours de la saison de végétation alors qu'elle varie significativement chez les arbres du fourré : la concentration en TNC des racines augmente entre le débourrement et la fin de la croissance du bois pour diminuer ensuite après cette date (Annexe 7, Figure 1).

La concentration en amidon des branches n-1 et des branches n augmente significativement entre le débourrement et le jaunissement chez toutes les classes d'âge : i) chez les arbres du fourré, la concentration augmente de 1.76 à 6.48 g.100 g⁻¹ de MS dans les branches n-1, et de 2.61 à 10.08 g.100 g⁻¹ de MS dans les branches n ; ii) chez les arbres du gaulis, elle augmente de 1.69 à 7.39 g.100 g⁻¹ de MS dans les branches n-1, et de 2.68 à 6.95 g.100 g⁻¹ de MS pour les branches n ; iii) chez les arbres de la futaie, elle augmente de 2.09 à 5.84 g.100 g⁻¹ de MS dans les branches n-1, et de 3.47 à 7.67 g.100 g⁻¹ de MS dans les branches n. Si l'augmentation de la concentration en amidon dans les branches n-1 et les branches n est commune aux trois classes d'âge, la cinétique de l'augmentation dépend de l'âge. En effet, concernant les branches n-1, chez les arbres du fourré et du gaulis, la concentration en amidon ne varie significativement pas entre le débourrement et la maturité foliaire, puis augmente significativement seulement entre la maturité foliaire et la fin de la croissance du bois. La concentration reste ensuite significativement stable entre cette date et le jaunissement pour ces deux classes d'âge (Figure III.1 A). Chez les arbres de la futaie, la concentration en amidon des branches n-1 augmente significativement juste après le débourrement pour atteindre un maximum à l'expansion foliaire. La teneur reste ensuite significativement stable jusqu'au jaunissement (Figure III.1 A). Comme pour les branches n-1, la cinétique de l'augmentation de la concentration en amidon dans les branches n dépend aussi de l'âge : i) chez les arbres du fourré, elle augmente significativement à partir de la maturité foliaire et atteint la concentration maximale au jaunissement (Figure III.2 A) ; ii) chez les arbres du gaulis et de la futaie, la concentration augmente significativement plus tôt, à partir de l'expansion foliaire et augmente ensuite progressivement jusqu'au jaunissement (Figure III.2 A).

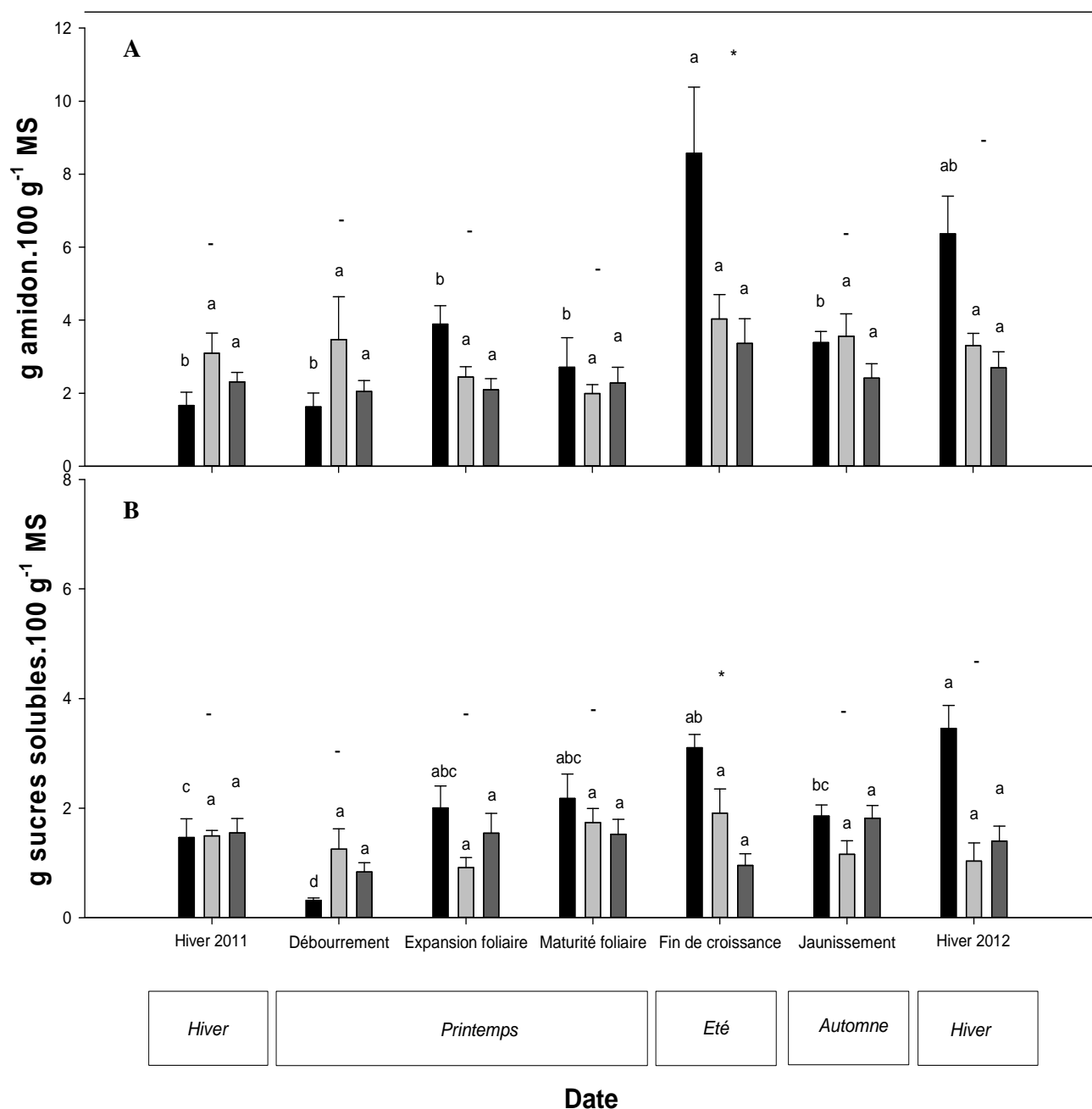


Figure III.3. Concentrations en amidon (A) et en sucres solubles (B) des racines moyennes et fines pour les arbres du fourré (noir), du gaulis (gris clair) et de la futaie (gris foncé). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). Pour chaque date, les différences significatives entre les classes d'âge sont représentées par « * » et un effet non significatif de l'âge par « - » ($p < 0.05$).

Au jaunissement, la concentration en amidon dans les branches n-1 n'est pas significativement différente entre les classes d'âge. Toutefois, pour les branches n, les arbres du fourré ont une concentration en amidon significativement plus grande que les arbres du gaulis et de la futaie (Figure III.2 A).

En ce qui concerne les sucres solubles, la concentration des branches n-1 fluctue sans schéma clair entre le débourrement et le jaunissement, quel que soit l'âge de l'arbre (Figure III.1 B). La concentration en sucres solubles des branches n augmente significativement entre le débourrement et l'expansion foliaire, puis reste significativement stable jusqu'au jaunissement pour tous les âges (Figure III.2 B). Au jaunissement, la concentration en sucres solubles des branches n-1 et branches n est significativement plus grande chez les arbres de la futaie que pour les arbres du gaulis et du fourré (Figures III. 1 et 2 B).

Chez les arbres du gaulis et de la futaie, les concentrations en amidon et en sucres solubles des racines moyennes et fines ne varient significativement pas entre le débourrement et le jaunissement. Pour les racines des arbres du fourré, la concentration en amidon augmente progressivement jusqu'à la fin de la croissance du bois (de 1.63 à 8.57 g.100 g⁻¹ de MS) et diminue ensuite significativement (Figure III.3 A). La concentration en sucres solubles des racines des arbres du fourré augmente significativement de 0.31 à 2.00 g.100 g⁻¹ de MS entre le débourrement et l'expansion foliaire et reste ensuite significativement stable jusqu'au jaunissement (Figure III.3 B). Au jaunissement, les concentrations en amidon et en sucres des racines moyennes et fines ne diffèrent pas significativement entre les classes d'âge (Figure III.3).

2.2.1.3. Utilisation hivernale du C : entre le jaunissement et l'hiver 2012

La concentration en TNC diminue significativement dans les branches n-1 uniquement pour les arbres du gaulis. Pour les branches n, la concentration en TNC diminue seulement significativement pour les arbres du fourré et du gaulis. Pour les racines, il n'y a pas de variations significatives observées (Annexe 7, Figure 1).

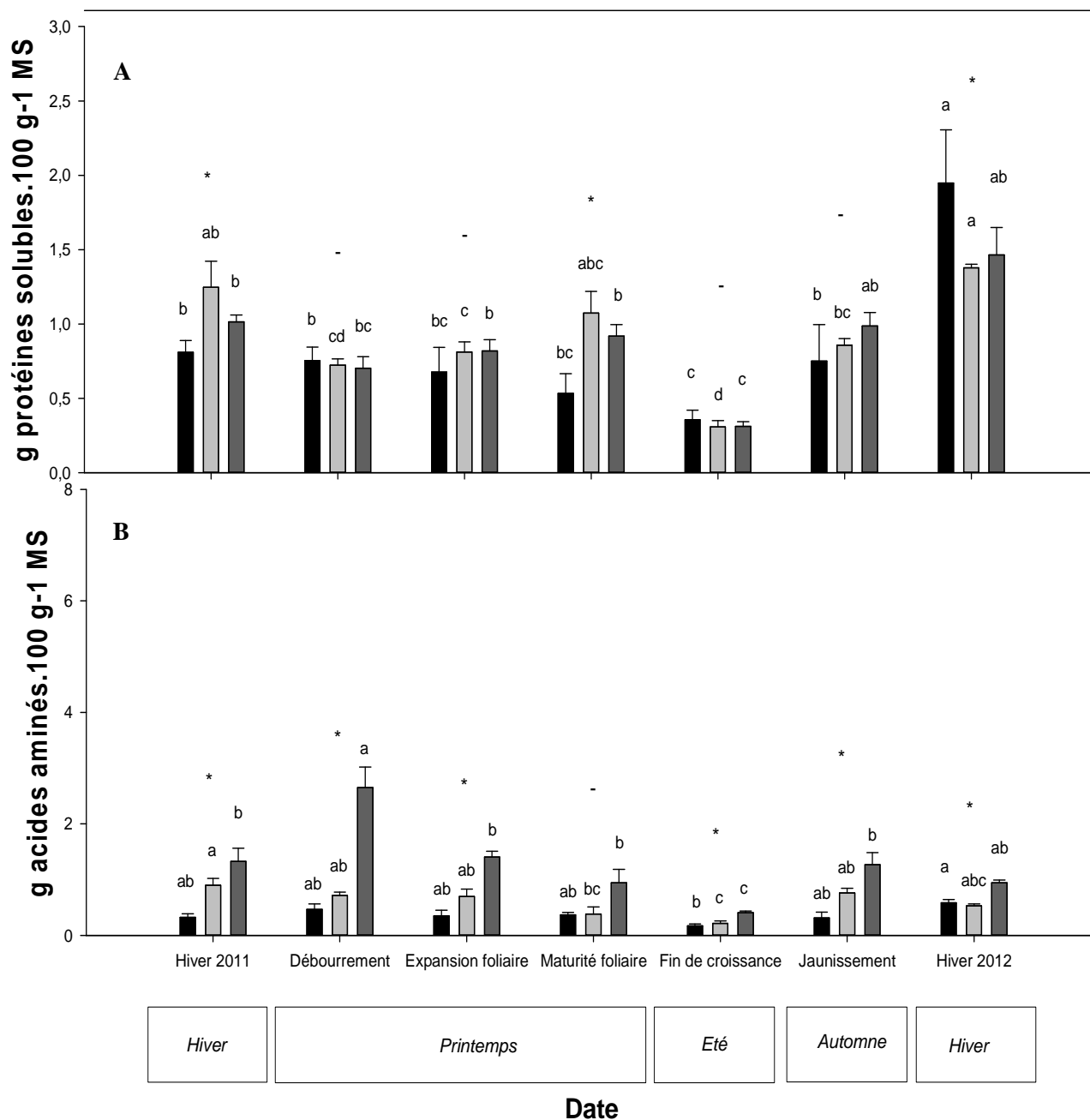


Figure III.4. Concentrations en protéines solubles (A) et en acides aminés (B) des branches n-1 pour les arbres du fourré (noir), du gaulis (gris clair) et de la futaie (gris foncé). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). Pour chaque date, les différences significatives entre les classes d'âge sont représentées par « * » et un effet non significatif de l'âge par « - » ($p < 0.05$).

La concentration en amidon des branches n-1 et n diminue significativement entre le jaunissement et l'hiver 2012 pour tous les âges : respectivement de 42 %, 57 % et 36 % pour les branches n-1 et 54 %, 50 % et 63 % pour les branches n, pour la futaie, le gaulis et le fourré (Figure III. 1 et 2 A). Pendant cette même période, la concentration en sucres solubles des branches n-1 augmente significativement de 65 et 46 % respectivement pour les arbres du fourré et du gaulis, mais ne varie significativement pas pour les arbres de la futaie (Figure III. 1 B). La concentration en sucres solubles des branches n augmente significativement de 21 % chez les arbres du fourré entre le jaunissement et l'hiver 2012 mais reste significativement stable pour les arbres du gaulis et de la futaie (Figure III. 2 B).

Pour les racines moyennes et fines, les concentrations en amidon et en sucres solubles augmentent significativement de 87 % en moyenne entre les deux dates pour les arbres du fourré, alors qu'elles restent significativement stables pour les deux autres classes d'âge (Figure III.3).

2.2.2. Les composés azotés

2.2.2.1. Remobilisation de l'N entre l'hiver 2011 et le débourrement

En hiver 2011, les branches n-1 des arbres du fourré présentent une concentration en TNNC significativement plus faible que les autres classes d'âge d'arbre (respectivement 1.13 vs 2.15 et 2.34 g.100 g⁻¹ de MS pour les arbres du fourré, du gaulis et de la futaie). Au débourrement, la concentration en TNNC des branches n-1 est significativement plus faible chez les arbres du fourré et du gaulis que chez ceux de la futaie (respectivement 1.12 et 1.44 g.100 g⁻¹ de MS vs 3.35 g.100 g⁻¹ de MS). Entre ces deux dates, il n'y a pas de variation significative de la concentration en TNNC pour les branches n-1 et les racines moyennes et fines pour tous les âges (Annexe 7, Figure 2).

En ne considérant que les protéines solubles des branches n-1, il existe des différences significatives entre les classes d'âge : i) en hiver 2011, les arbres du fourré ont une concentration plus faible que les arbres du gaulis ; ii) entre l'hiver et le débourrement, la concentration en protéines solubles des branches n-1 ne varie significativement pas pour les arbres du fourré, tandis qu'elle diminue significativement de 42 % chez les arbres du gaulis.

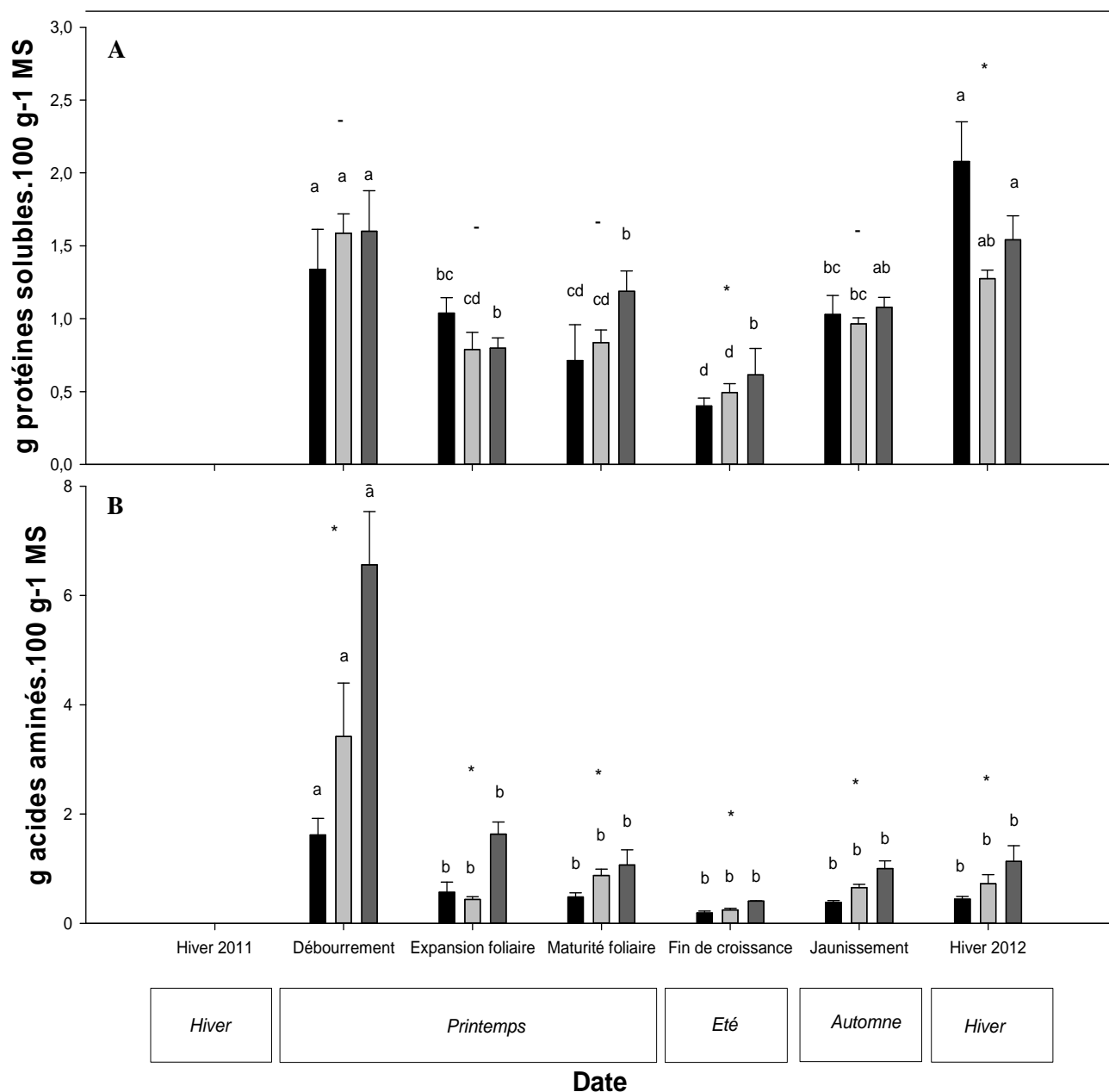


Figure III.5. Concentrations en protéines solubles (A) et en acides aminés (B) des branches n pour les arbres du fourré (noir), du gaulis (gris clair) et de la futaie (gris foncé). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). Pour chaque date, les différences significatives entre les classes d'âge sont représentées par « * » et un effet non significatif de l'âge par « - » ($p < 0.05$).

Une diminution de 31 % est également observée chez la futaie, mais cette tendance n'est pas significative.

Au débourrement, la concentration en protéines solubles des branches n-1 n'est significativement pas différente entre les classes (Figure III.4 A).

En hiver 2011, la concentration en acides aminés des branches n-1 des arbres du fourré est significativement plus faible que celle des arbres du gaulis et de la futaie. Entre l'hiver 2011 et le débourrement, il n'y a pas de variation significative pour les arbres du fourré et du gaulis mais augmente significativement de 100 % chez les arbres de la futaie. Au débourrement, la concentration en acides aminés des branches n-1 des arbres de la futaie est plus de trois fois supérieure à celle des arbres des deux autres classes (Figure III.4 B).

En hiver 2011, la concentration en protéines solubles des racines moyennes et fines n'est significativement pas différente entre les classes et reste significativement stable entre les deux dates d'échantillonnage pour tous les âges (moyenne de $0.82 \text{ g} \cdot 100 \text{ g}^{-1}$ de MS) (Figure III.6 A). En hiver, la concentration en acides aminés des racines des arbres du fourré est significativement plus faible que pour les autres classes (0.38 vs 1.52 et $1.53 \text{ g} \cdot 100 \text{ g}^{-1}$ de MS). Toutefois, aucune diminution significative entre l'hiver et le débourrement et aucune différence entre les classes au débourrement ne sont observées (Figure III.6 B).

2.2.2.2. Dynamiques des composés azotés durant la saison de végétation : du débourrement au jaunissement

Durant la saison de végétation, une diminution significative importante de la concentration en TNNC entre le débourrement et la fin de la croissance du bois est observée pour les branches n-1 et n chez toutes les classes d'âge. De plus, pour tous les compartiments, la plus faible concentration en TNNC est observée à la fin de la croissance du bois. Une augmentation significative au jaunissement est ensuite observée. Ce schéma est également valable pour les protéines solubles et les acides aminés lorsqu'ils sont considérés individuellement (Annexe 7, Figure 2).

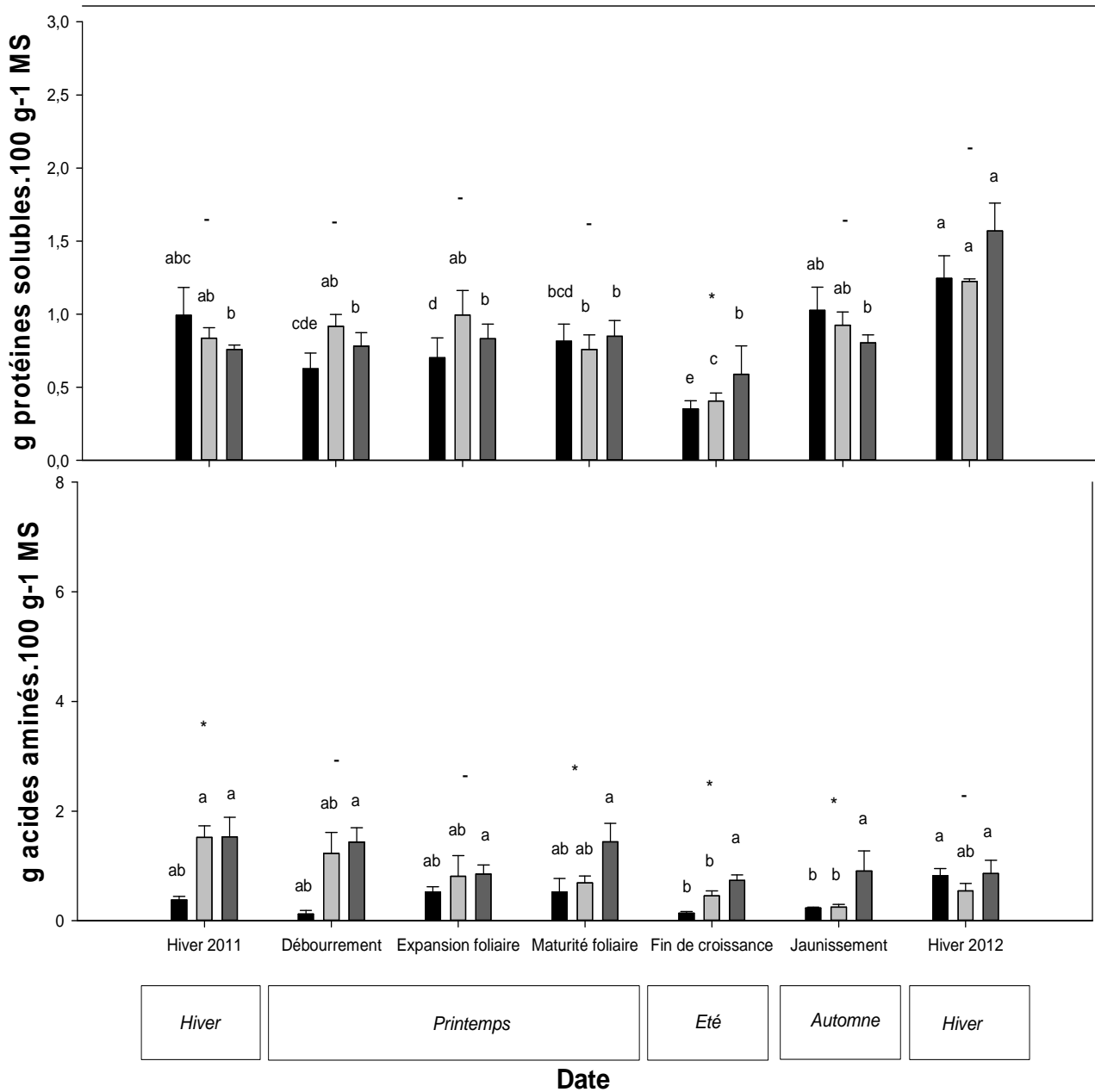


Figure III.6. Concentrations en protéines solubles (A) et en acides aminés (B) des racines moyennes et fines pour les arbres du fourré (noir), du gaulis (gris clair) et de la futaie (gris foncé). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). Pour chaque date, les différences significatives entre les classes d'âge sont représentées par « * » et un effet non significatif de l'âge par « - » ($p < 0.05$).

La concentration en protéines solubles des branches n-1 ne varie significativement pas entre le débourrement et la maturité foliaire chez les arbres du gaulis et de la futaie, et diminue progressivement entre le débourrement et la fin de la croissance du bois chez les arbres du fourré. La concentration en protéines solubles significativement la plus faible est observée à la fin de la croissance du bois pour les trois classes d'âge. Entre la fin de la croissance du bois et le jaunissement, la concentration en protéines solubles augmentent significativement pour les trois classes d'âge (Figure III.4 A).

La concentration en protéines solubles des branches n diminue significativement entre le débourrement et l'expansion foliaire quel que soit l'âge des arbres (diminution de 42 % en moyenne). La concentration reste ensuite significativement stable pour tous les âges jusqu'à la fin de la croissance du bois, où les concentrations en protéines solubles les plus faibles sont observées. Chez les arbres du fourré et du gaulis, la concentration en protéines solubles augmente ensuite significativement jusqu'au jaunissement (l'augmentation observée chez les arbres de la futaie n'est pas significative) (Figure III.5 A). Globalement, aucun effet significatif de l'âge de l'arbre n'est observé sur les concentrations en protéines solubles et en acides aminés (Figure III.5).

La concentration en acides aminés des branches n-1 des arbres de la futaie diminue significativement entre le débourrement et la fin de la croissance du bois et augmente ensuite significativement jusqu'au jaunissement. Chez les arbres du gaulis, la concentration en acides aminés des branches n-1 est significativement plus faible à la fin de la croissance du bois et augmente significativement ensuite jusqu'au jaunissement. La concentration en acides aminés des arbres du fourré ne varie significativement pas durant toute la saison de végétation (Figure III.4 B). La concentration en acides aminés des branches n diminue significativement entre le débourrement et l'expansion foliaire pour tous les âges (77 % en moyenne) et reste ensuite significativement stable jusqu'au jaunissement (Figure III.5 B).

Pour les racines moyennes et fines, la concentration en protéines solubles reste significativement stable durant la saison de végétation pour les arbres de la futaie. Pour les arbres du fourré et du gaulis, la concentration en protéines solubles est significativement plus faible à la fin de la croissance du bois qu'aux autres dates d'échantillonnage (Figure III.6 A). La concentration en acides aminés des racines ne varie significativement pas durant toute la saison de végétation pour toutes les classes d'âge (Figure III.6 B).

Un effet significatif de l'âge sur la concentration en acides aminés de chaque compartiment (branches n, branches n-1 et racines moyennes et fines) est observé : à de nombreuses dates, les concentrations chez les arbres du fourré sont significativement plus faibles que chez les arbres du gaulis, ces derniers ayant également des concentrations significativement plus faibles que les arbres de la futaie.

2.2.2.3. Remplissage des réserves azotées à l'automne et utilisation hivernale : entre le jaunissement et l'hiver 2012

Une augmentation significative de la concentration en TNNC entre le jaunissement et l'hiver 2012 est observée pour tous les compartiments chez les arbres du fourré. Cette tendance, bien que non significative, est également observée chez les deux autres classes d'âge (Annexe 7, Figure 2).

La concentration en protéines solubles des branches n-1 augmente significativement entre le jaunissement et l'hiver 2012 pour les arbres du fourré et du gaulis. L'amplitude de cette augmentation est dépendante de l'âge des arbres : elle est respectivement de 159 %, 60 % et 48 % chez les arbres du fourré, du gaulis et de la futaie (Figure III.4 A).

La concentration en protéines solubles des branches n augmente pour toutes les classes d'âge, mais seulement significativement chez les arbres du fourré (Figure III.5 A). Cette augmentation dépend également de l'âge des arbres : elle est de 100 % pour le fourré et est observée en plus faible proportion pour les autres classes (33 % et 43 % respectivement pour le gaulis et la futaie) (Figure III.5 A).

L'augmentation observée pour les racines moyennes et fines est dépendante de l'âge des arbres également (96 % chez les arbres de la futaie, 33 % chez les arbres du gaulis et 21 % chez les arbres du fourré).

En hiver 2012, les branches n-1 et n présentent une concentration en protéines solubles significativement plus grande chez les arbres du fourré que les arbres du gaulis et de la futaie (Figures III.4 et 7 A). A cette date, pour les racines, il n'y a pas de différence significative entre les classes (Figure III.6 A).

La concentration en acides aminés ne varie significativement pas entre le jaunissement et l'hiver 2012 pour tous les compartiments et pour tous les âges, sauf pour les racines des arbres du fourré où une augmentation significative est observée (plus de 3.5 fois) (Figure III.6 B). En hiver 2012, les arbres de la futaie présentent une concentration en acides aminés des branches n-1 et n significativement plus grande que les deux autres classes (Figures III.4 et 7 B). Pour les racines moyennes et fines, il n'y a pas de différence significative de la concentration en acides aminés entre les classes d'âge (Figure III.6 B).

3. Discussion

L'objectif de cette étude était d'analyser l'effet de l'âge de l'arbre sur les dynamiques saisonnières des composés carbonés et azotés à des stades clés du métabolisme des réserves (remobilisation printanière, formation des réserves durant la saison de végétation, utilisation hivernale) dans les compartiments principaux de l'arbre en terme de dynamique, et ce, pendant une année de végétation. A chaque stade clé, les schémas communs et les différences entre les âges sont présentés.

3.1. Effet de l'âge de l'arbre sur la remobilisation des composés carbonés et azotés au début du printemps

3.1.1. Les composés carbonés

En hiver 2011 et au débourrement, il n'y a pas d'effet de l'âge de l'arbre sur les concentrations en TNC des branches n-1 et des racines moyennes et fines. De même, Genet *et al.* (2010) n'ont pas observé d'effet de l'âge de l'arbre sur les concentrations en amidon du tronc et des grosses racines chez des chênes sessiles âgés de 30 à 135 ans dans les semaines suivantes le débourrement.

Une diminution des concentrations en TNC (amidon + sucres solubles) entre l'hiver 2011 et le débourrement dans les branches n-1 est observé chez tous les âges d'arbre. Ce schéma est généralement observé chez les espèces décidues tempérées (Barbaroux *et al.*, 2003 ; Hoch *et al.*, 2003 ; Millard et Grelet, 2010 ; El Zein *et al.*, 2011b ; Bazot *et al.*, 2013) et est interprété comme une remobilisation des TNC pour la demande en C pour la croissance au printemps des branches et des feuilles nouvellement formées (Kramer et Kozlowski, 1979 ; Gansert et

Sprick, 1998). Cette utilisation à courte distance des composés carbonés permet de réduire les coûts de transport des réserves remobilisées (Matsuura *et al.*, 2001 ; Cerasoli *et al.*, 2004 ; Bazot *et al.*, 2013).

Entre la date de l'hiver 2011 et le débourrement, l'amidon est le principal composé remobilisé par les arbres du gaulis et de la futaie, les concentrations en sucres solubles ne diminuant significativement pas entre ces deux dates chez ces deux classes d'âge. Les concentrations en amidon et en sucres des arbres du fourré diminuent quant à elles dans les mêmes proportions. Nous pouvons supposer que ces différences entre les âges peuvent être le résultat d'une différence d'utilisation des sucres solubles. L'utilisation aurait déjà eu lieu pour les arbres du gaulis et de la futaie à la date de l'hiver 2011, ce qui ne serait pas le cas pour le fourré, en lien avec un débourrement plus tardif chez les arbres du fourré. Les prélèvements correspondant à l'hiver 2011 ont été effectués tardivement (en mars) et à la même date pour les trois classes d'âge alors que le débourrement a été plus précoce chez les arbres de la futaie et du gaulis que pour les arbres du fourré. En effet, le débourrement est survenu plus tôt chez les arbres du gaulis (14 avril) et de la futaie (4 avril) que chez les arbres du fourré (17 avril). Il est également possible qu'au débourrement, il y ait une utilisation préférentielle de l'amidon chez les arbres du gaulis et de la futaie, alors que les arbres du fourré nécessiteraient les deux formes de C pour développer les nouveaux organes.

La seule diminution des concentrations en TNC observée chez les racines moyennes et fines est celle des sucres solubles chez les arbres du fourré. Celle-ci peut être interprétée comme le résultat d'une utilisation plus localisée du C stocké pour la croissance racinaire, comme suggéré par Matsuura *et al.* (2001). Un mécanisme plus actif des racines aux stades jeunes de l'arbre est nécessaire pour optimiser l'absorption des nutriments du sol. L'hydrolyse des sucres solubles est requise pour fournir l'ATP pour l'absorption de l'N et sa réduction (Morot-Gaudry, 1997). Contrairement à nos résultats, Bazot *et al.* (2013) montrent une diminution de la concentration en TNC au débourrement dans les racines d'arbres matures de la forêt de Barbeau en 2008. Ces différences peuvent être dues à la date d'échantillonnage. La date d'échantillonnage correspondant à l'hiver dans les travaux de Bazot *et al.* (2013) était en février, alors que la nôtre est en mars : dans notre cas, l'utilisation des TNC a peut-être déjà eu lieu chez les arbres du gaulis et de la futaie, amenant à une concentrations en TNC plus faible à l'hiver 2011. L'utilisation des TNC était donc juste en cours pour les arbres du fourré, comme indiqué par la diminution de la concentration des sucres solubles.

Il est également important à noter que le niveau de stockage à une date donnée est fortement dépendant de l'année d'étude, et est corrélé aux conditions climatiques de la date

d'échantillonnage. Par exemple, Barbaroux (2002) observe deux concentrations en amidon très différentes dans les branches chez le chêne sessile entre le débourrement de 1998 (1.60 g.100 g⁻¹ de MS) et celui de 1999 (6.00 g.100 g⁻¹ de MS), tandis que Bazot *et al.* (2013) observent une concentration de 2.71 g.100 g⁻¹ de MS dans les branches d'arbres matures de Barbeau au débourrement en 2008, contre 2.09 g.100 g⁻¹ de MS dans notre étude. Les conditions sèches de 2011 ont peut-être amené à une augmentation de la remobilisation des réserves carbonées des branches.

3.1.2. Les composés azotés

Les branches n-1 montrent des schémas distincts de remobilisation de l'azote selon l'âge de l'arbre. Une remobilisation significative des protéines solubles au moment du débourrement est observée chez les arbres du gaulis et de la futaie. Une telle remobilisation a été observée juste après le débourrement chez de nombreuses espèces d'arbres (Gomez et Faurobert, 2002 ; Grassi *et al.*, 2002 ; Millard et Grelet, 2010). Par exemple, une étude au marquage ¹⁵N chez *Pyrus communis* montre une remobilisation d'azote marqué des tiges vers les nouveaux organes (Tagliavini *et al.*, 1997). Une diminution significative des concentrations en protéines solubles après le débourrement a également été observée dans les branches n de chênes sessiles matures de 150 ans (Bazot *et al.*, 2013). Ceci est associé à une augmentation des concentrations en acides aminés, qui a lieu uniquement chez les arbres matures dans notre étude, et illustre la transformation de l'N sous sa forme immobilisée en composé circulant pour la croissance des nouveaux organes au débourrement (Langheinrich et Tischner, 1991) et une absorption racinaire significative d'N après le débourrement (Gessler *et al.*, 1998 ; El Zein *et al.*, 2011a). Aucune remobilisation des protéines et des acides aminés n'est observée chez les arbres du fourré, ce qui suggère qu'ils sont moins dépendants de leurs réserves azotées et qu'ils utiliseraient l'azote nouvellement assimilé par l'absorption racinaire pour la croissance des nouveaux organes. Toutefois, la stabilité des concentrations en acides aminés des branches des arbres du fourré et du gaulis pourrait être expliquée par la compensation de la remobilisation des acides aminés par la nouvelle absorption d'azote.

Le seul schéma commun aux trois classes d'âge est observé dans les racines, où les concentrations en protéines solubles et en acides aminés restent stables entre l'hiver 2011 et le débourrement. Ceci pourrait s'expliquer par trois hypothèses différentes : i) les racines moyennes et fines ne sont pas impliquées dans la remobilisation de l'N au printemps ; ii) la remobilisation est compensée par la nouvelle assimilation d'N par absorption racinaire ; iii) la

remobilisation a déjà eu lieu, une supposition supportée par la diminution des TNNC observée par Bazot *et al.* (2013) et Marmann *et al.* (1997) au moment du débourrement.

Enfin, la plus forte concentration en acides aminés des racines moyennes et fines des arbres de la futaie peut être expliquée par une meilleure absorption racinaire de l'azote et une plus large exploitation des nutriments du sol, résultant d'une augmentation de la biomasse racinaire avec l'âge de l'arbre (Varik *et al.*, 2013), ou à une augmentation de la longueur des hyphes mycorhisiens (Holden *et al.*, 2013) et une plus grande biomasse microbienne rhizosphérique (Zhang *et al.*, 2012). En effet, Marmann *et al.* (1997) trouvent une relation positive entre la mycorhization, la teneur en composés azotés de faible poids moléculaire et l'âge de l'arbre.

3.2. Effet de l'âge de l'arbre sur les dynamiques des composés azotés et carbonés durant la saison de végétation

3.2.1. Les composés carbonés

Globalement, les concentrations en amidon augmentent entre le débourrement et le jaunissement dans les branches n et n-1 chez toutes les classes d'âge. Cette accumulation est interprétée comme du stockage de carbone (Barbaroux *et al.*, 2003 ; Hoch *et al.*, 2003 ; Bazot *et al.*, 2013). Pour toutes les classes d'âge, les concentrations en sucres solubles des branches 2011 augmentent entre le débourrement et atteignent le maximum à l'expansion foliaire, puis restent stable jusqu'au jaunissement. Ce résultat souligne qu'il y a des transferts rapides de carbone sous forme de sucres solubles pour la croissance des nouveaux organes au début du développement foliaire. La stabilité des concentrations en sucres solubles observée à partir de l'expansion foliaire résulte de l'équilibre entre l'entrée de carbone provenant de la photosynthèse par les feuilles et les parties photosynthétiques des branches nouvelles (Damesin et Lelarge, 2003) et l'export vers d'autres compartiments par conversions rapides des sucres solubles en amidon (Sauter et Vancleve, 1994) ou par l'utilisation pour l'entretien et la croissance (Ogren, 2000).

La principale différence entre les classes d'âge est que le schéma d'accumulation de l'amidon dans les branches diffère dans le temps selon l'âge de l'arbre. La concentration en amidon des branches n-1 augmente juste après le débourrement chez les arbres de la futaie, alors qu'elle augmente seulement entre la maturité foliaire et la fin de la croissance du bois chez les arbres

du fourré et du gaulis. De la même manière, la concentration en amidon des branches n'augmente progressivement entre l'expansion foliaire et le jaunissement chez les arbres du gaulis et de la futaie, mais commence seulement à augmenter entre la maturité foliaire et la fin de croissance du bois, et ceci jusqu'au jaunissement, chez les arbres du fourré. Ceci soulève une stratégie d'allocation du carbone qui varie avec l'âge de l'arbre : les arbres de 150 ans ont une stratégie de stockage du carbone immédiate, privilégiant le stockage précoce dans les branches, tandis que les plus jeunes arbres stockent le carbone dans les branches uniquement une fois la croissance des feuilles (et potentiellement du bois) achevée, privilégiant une allocation du carbone à la croissance durant la saison de végétation. Les arbres du gaulis présentent le même schéma que les arbres du fourré pour les branches $n-1$, et le même schéma que les arbres de la futaie pour les branches n : cela suppose donc qu'ils ont un comportement intermédiaire. Barbaroux et Bréda (2002) ont montré que, chez des chênes de 50 ans, le stockage apparaît partiellement dans le tronc durant la croissance du bois, et est prédominant après la formation du bois initial. Ces stratégies d'allocation distinctes peuvent être la conséquence de la compétition entre les arbres au sein de la parcelle. En effet, en considérant la densité moyenne de peuplement (voir chapitre II.4) et la compétition (principalement pour la lumière) au sein de chaque parcelle, les arbres juvéniles peuvent devoir investir une proportion significativement plus grande de leurs photo-assimilats pour la croissance, ce qui n'est pas le cas pour les arbres matures.

Une augmentation de la concentration en amidon entre la maturité foliaire et la fin de la croissance du bois est observée dans les racines moyennes et fines des arbres du fourré mais pas pour les arbres du gaulis et de la futaie. De plus, seuls les arbres du fourré présentent une augmentation de la concentration en sucres solubles dans les racines moyennes et fines entre le débourrement et la fin de la croissance du bois. Comme pour les branches, ce résultat suggère que le stockage du C sous forme d'amidon arrive seulement après la fin de la croissance du bois chez les arbres juvéniles. Ceci suppose aussi que les racines moyennes et fines des arbres ont une fonction de stockage de C qui diminue avec le vieillissement de l'arbre. L'augmentation des sucres solubles est suivie par une diminution importante de leur concentration entre la fin de la croissance du bois et le jaunissement, ce qui suppose une utilisation de C à la fin de la saison de végétation. Les racines fines sont couramment définies comme des organes « égoïstes » parce qu'elles utilisent leurs réserves localement pour leur propre croissance (Barbaroux et Bréda, 2002). Il est reconnu qu'il y a une production de racines fines à la fin de l'été, comme montré grâce à des rhizotrons, chez le chêne châtaigner (*Quercus prinus*) et le chêne blanc (*Quercus alba*) par Joslin *et al.* (2001), chez le chêne

pédonculé (*Quercus robur*) par Ponti *et al.* (2004) et chez le bouleau (*Betula ermanii*, *Betula platyphylla*) par Satomura *et al.* (2006). La diminution des concentrations en amidon et en sucres solubles peut donc être due à une production de racines fines. Cette différence de dynamique du C des racines avec l'âge de l'arbre pourrait être expliquée, comme pour les branches, par le besoin chez les arbres du fourré de maximiser leur croissance, comme une conséquence de la compétition au sein du peuplement. Les arbres juvéniles peuvent également produire plus d'exsudats pour optimiser leur croissance et leur survie, en optimisant les relations avec les microorganismes hétérotrophes et ainsi augmenter le cycle des nutriments (Millard *et al.*, 2007).

3.2.2. Les composés azotés

Les concentrations en protéines solubles et en acides aminés diminuent après le débourrement dans les branches n pour toutes les classes d'âge. Cette diminution est expliquée par la dilution des composés par l'augmentation de la biomasse de l'organe. Après cette diminution, les concentrations restent stables jusqu'à la maturité foliaire pour les arbres de tous les âges. Cette stabilité est également observée dans les branches n-1. Ceci peut être le résultat d'un changement de l'origine de la ressource azotée (interne vs externe) pour supporter le développement des feuilles et des nouvelles branches. En effet, durant cette période, il a été montré que le N issu de l'absorption racinaire participait à la formation des feuilles et des nouveaux organes (El Zein *et al.*, 2011a). Les plus faibles concentrations en TNNC sont observées à la fin de la croissance du bois pour tous les âges et tous les compartiments. Cette diminution est principalement le résultat de la diminution de la concentration en protéines solubles et suggère que les protéines solubles sont utilisées tout ce temps pour supporter la croissance et que l'absorption d'azote par les racines n'est suffisante pas pour compenser l'utilisation des ressources internes.

Après la fin de la croissance du bois, la concentration en TNNC augmente significativement pour tous les organes et chez tous les âges jusqu'au jaunissement. Cette augmentation est principalement due à l'accumulation des protéines solubles. Ce schéma confirme le début de la formation des réserves azotées, principalement sous forme de protéines solubles, dès la fin de l'été, quel que soit l'âge de l'arbre. De nombreuses études ont montré que le stockage de l'azote, sous forme de protéines solubles, est principalement achevé à la fin de l'été ou au

jaunissement (Staswick, 1994 ; Stepien *et al.*, 1994 ; Gomez et Faurobert, 2002 ; Valenzuela Nunez *et al.*, 2011).

Deux différences entre les âges d'arbre sont observées. Premièrement, les concentrations en acides aminés des branches augmentent entre la fin de la croissance du bois et le jaunissement chez les arbres du gaulis et de la futaie, mais restent stables chez les arbres du fourré. Nous interprétons ce résultat comme l'apport d'acides aminés provenant des feuilles. En effet, au jaunissement, les acides aminés sont transportés des feuilles vers les organes pérennes, où ils sont ensuite stockés sous forme de protéines (Sauter *et al.*, 1989 ; Gessler *et al.*, 2004). Ceci est cohérent avec la diminution de l'N foliaire observée entre la fin de la croissance du bois et le jaunissement, surtout pour les arbres matures (Annexe 1, Figure A.4). La remobilisation de l'N foliaire pourrait être plus lente chez les arbres du fourré. Deuxièmement, les concentrations en acides aminés dans les racines diminuent entre l'expansion foliaire et la fin de la croissance du bois chez les arbres du fourré et du gaulis, mais restent stables tout le long de la saison de végétation chez les arbres de la futaie. Ceci suggérerait une plus grande absorption racinaire chez les arbres matures.

3.3. Effet de l'âge de l'arbre sur l'utilisation hivernale des composés carbonés et azotés

3.3.1. Les composés carbonés

La concentration en amidon des branches diminue entre le jaunissement et l'hiver 2012 chez tous les âges d'arbre. Cette diminution durant l'hiver est un phénomène bien connu (Barbaroux *et al.*, 2003 ; Hoch *et al.*, 2003 ; Bazot *et al.*, 2013). Il est interprété comme une utilisation du C pour l'entretien des tissus durant l'hiver (Barbaroux, 2002 ; Damesin, 2003), avec une conversion de l'amidon en sucres solubles pour la respiration, régulée par la température (Sauter, 1988a ; Ogren, 1997 ; Schrader et Sauter, 2002 ; Repo *et al.*, 2008).

La principale différence entre les âges est que les sucres solubles augmentent entre le jaunissement et l'hiver 2012 dans les branches des arbres du fourré et du gaulis, alors qu'ils restent stables chez les arbres de la futaie. L'augmentation a également été observée dans le bois de tronc de chênes de 50 ans par El Zein *et al.* (2011b). Les arbres tempérés ont développé des mécanismes de défense pour résister aux dommages causés par les températures froides : l'amidon est converti en sucres solubles pour éviter le gel des cellules (Sakai, 1962 ; Schrader et Sauter, 2002 ; Morin *et al.*, 2007). Au 1^{er} février 2012, la

température minimale était de - 4.9°C. Les températures les plus froides étant le plus souvent mesurées proche du sol (Real-time monitoring of Barbeau forest, 2013) et les jeunes peuplements se développant dans des milieux ouverts, les branches des arbres du fourré et du gaulis peuvent être plus exposées que les arbres de la futaie aux températures froides et donc convertir plus l'amidon sous forme de sucres pour éviter le gel cellulaire. Les concentrations en amidon et en sucres solubles des racines augmentent entre le jaunissement et l'hiver 2012 chez les arbres du fourré, mais pas chez les arbres du gaulis et de la futaie. Comme discuté avant, le stockage du C dans les racines moyennes et fines ne pourrait exister qu'aux stades juvéniles de l'arbre chez le chêne sessile. Ce stockage pourrait apparaître plus tardivement que dans les branches, en lien avec la distance de transfert.

3.3.2. Les composés azotés

Pour tous les âges, les concentrations en protéines solubles des branches n, n-1 et des racines moyennes et fines augmentent entre le jaunissement et l'hiver 2012, correspondant à la remobilisation de l'N foliaire vers les organes pérennes (Staswick, 1994 ; Stepien *et al.*, 1994 ; Gomez et Faurobert, 2002 ; Cooke et Weih, 2005 ; Valenzuela Nunez *et al.*, 2011 ; Bazot *et al.*, 2013), et à l'absorption de l'azote du sol par les racines, observée à l'automne (Malaguti *et al.*, 2001).

L'augmentation de la concentration en protéines solubles des branches entre le jaunissement et l'hiver 2012 est plus forte chez les jeunes arbres que les arbres les plus âgés, suggérant que l'efficacité de remobilisation de l'N foliaire au jaunissement diminue avec l'âge de l'arbre.

Les concentrations en acides aminés des branches sont plus grandes chez les arbres matures de la futaie que chez les arbres juvéniles en hiver 2012. Ceci peut être expliqué comme précédemment par un système racinaire plus développé chez les arbres âgés.

4. Conclusion

Notre étude est la première à étudier en conditions *in situ* la relation entre les dynamiques saisonnières des composés carbonés et azotés et l'âge de l'arbre.

Les dynamiques des composés carbonés et azotés ont des schémas chronologiques distincts, et impliquent des compartiments de l'arbre différents selon l'âge de l'arbre. Les variations des composés azotés entre le débourrement et le jaunissement d'une part, et entre le jaunissement

et l'hiver d'autre part confirment que le stockage de l'azote apparaît plus tardivement que la formation des réserves carbonées, comme montré précédemment par l'étude de Bazot *et al.* (2013).

Nos résultats soulèvent un schéma général du fonctionnement carboné et azoté des chênes sessiles chez tous les âges : i) une remobilisation des réserves carbonées au débourrement pour la croissance ; ii) suivie par une formation des réserves carbonées durant la saison de végétation ; iii) ces réserves sont utilisées pendant l'hiver pour l'entretien des tissus ; iv) les dynamiques des composés azotés présentent moins d'amplitude que celles des composés carbonés ; v) le stockage de l'azote sous forme de protéines dépend fortement de la remobilisation de l'azote et de l'absorption racinaire à l'automne.

Des différences notables entre les classes d'âge d'arbre sont toutefois mises en évidence dans cette étude. Le métabolisme racinaire demande plus de carbone au printemps chez les arbres du fourré que chez les arbres de la futaie, en lien avec un investissement plus grand dans la croissance racinaire. Les schémas de stockage du carbone changent également avec l'âge de l'arbre : les arbres juvéniles allouent préférentiellement le carbone à la croissance durant la période de végétation, tandis que les arbres matures stockent le carbone juste après le débourrement. La localisation des stocks de carbone peuvent également changer avec l'âge de l'arbre, en particulier, avec le rôle important des racines moyennes et fines chez les arbres juvéniles. La taille des compartiments peuvent expliquer quelques différences dans les concentrations en composés entre les âges puisque les arbres matures présentent généralement des concentrations en acides aminés plus fortes, quel que soit le compartiment. Cette tendance est interprétée comme étant le résultat d'un plus grand système racinaire chez les arbres matures qui permet une meilleure absorption racinaire de l'azote du sol.

Ces résultats soulignent que les fonctionnements physiologiques et développementaux varient avec l'âge de l'arbre, ce qui, en prenant en compte les conditions environnementales, influencent les dynamiques du carbone et de l'azote chez le chêne sessile. Cette étude est une première étape pour une meilleure compréhension des effets de l'âge de l'arbre sur les dynamiques saisonnières des composés carbonés et azotés des arbres. Il est également nécessaire de considérer les biomasses de chaque organe pour établir les effets de l'âge sur les stocks de réserves de l'arbre et du peuplement et leur répartition entre les différents organes. Ces données permettront d'avoir de nouveaux outils pour une meilleure compréhension du déclin de la productivité avec le vieillissement des peuplements forestiers.

**Chapitre IV - Effet de l'âge sur les quantités de
composés carbonés et azotés de l'arbre dominant et
du peuplement, et leur répartition au sein de la
biomasse**

1. Introduction

Chez les espèces caducifoliées comme le chêne sessile, les réserves sont stockées au cours de la saison de végétation et sont fortement remobilisées au printemps lors de l'ouverture des bourgeons et du développement foliaire (Tromp, 1983 ; Chapin *et al.*, 1990 ; Tagliavini *et al.*, 1998 ; Millard et Grelet, 2010 ; Bazot *et al.*, 2013 ; Gilson *et al.*, 2014). Les espèces ligneuses ont par ailleurs la capacité de stocker des réserves carbonées et azotées dans l'ensemble de leurs organes (Millard et Grelet, 2010). Cependant, le rôle de chacun des organes de l'arbre dans le stockage des réserves et leur remobilisation printanière dépend de plusieurs paramètres comme leur position au sein de l'arbre, leur taille en terme de capacité de stockage, le niveau de concentration des réserves mais aussi de la capacité de mobilisation des réserves de l'organe par l'arbre. De ce fait, certains organes ont une fonction de stockage plus importante que d'autres, comme les jeunes tiges qui jouent un rôle particulièrement important lors de l'ouverture des bourgeons du fait de leur proximité, permettant ainsi une remobilisation printanière plus rapide (Matsuura *et al.*, 2001 ; Cerasoli *et al.*, 2004 ; Bazot *et al.*, 2013), ou bien le tronc dont la biomasse importante en fait un organe de stockage prépondérant (Barbaroux, 2002 ; Huet *et al.*, 2004).

L'âge de l'arbre peut également être un facteur déterminant dans les fonctions de stockage des différents organes, comme souligné par les résultats du chapitre précédent. En effet, une utilisation précoce des réserves carbonées pour la croissance, suivie par un stockage tardif, a lieu chez les arbres juvéniles, tandis que les arbres plus âgés réalisent ces deux processus de manière simultanée. De plus, selon l'âge de l'arbre, les organes n'ont pas le même rôle dans le stockage des réserves, comme le suggère l'augmentation à l'automne de la concentration en amidon des racines moyennes et fines observée au stade juvénile, qui n'a pas lieu aux stades matures de l'arbre (chapitre III).

L'âge de l'arbre aura également un effet sur les quantités absolues de réserves, et la contribution relative de chaque organe à la quantité totale de réserves de l'arbre ou du peuplement pourrait varier avec l'âge. En effet, cette contribution est déterminée à la fois par la concentration de chacun des composés de réserve au sein de la biomasse de l'organe et par cette biomasse. Les biomasses des organes sont alors le plus souvent déterminantes dans le calcul des quantités de réserves (Kozłowski, 1992). Ainsi, le tronc et les grosses racines sont généralement les principaux organes de stockage du C et de l'N (Barbaroux, 2002 ; Ludovici

et al., 2002 ; Valenzuela Nunez, 2006 ; El Zein, 2011). Toutefois, cette affirmation doit être relativisée selon l'âge de l'arbre. En effet, il est bien connu que la biomasse des organes augmente avec l'âge (Bond-Lamberty *et al.*, 2002 ; Peichl et Arain, 2007), alors que le rapport entre les biomasses ligneuses racinaire et aérienne diminue avec l'âge de l'arbre. Par exemple, chez le chêne, ce rapport diminue exponentiellement avec l'âge puis se stabilise après 90 ans (Genet *et al.*, 2010). Cette évolution dans l'allométrie pourrait être corrélée avec une modification de l'allocation des réserves entre les différents organes de l'arbre.

Peu de travaux se sont intéressés aux effets de l'âge des arbres sur les quantités de réserves carbonées et azotées et leur répartition entre les organes de l'arbre. Seule l'étude de Genet *et al.* (2010) considère une chronoséquence pour étudier l'effet de l'âge sur les quantités de réserves carbonées à l'échelle du peuplement. Les données issues de ces travaux montrent que la quantité de TNC du peuplement ne varie pas avec l'âge chez le chêne sessile. L'approche de ces auteurs se limite toutefois aux concentrations en TNC du tronc et des grosses racines et ne considère pas les réserves azotées. Ainsi, il n'existe pas à notre connaissance d'étude de l'effet de l'âge sur les quantités de réserves carbonées et azotées à l'échelle de l'arbre ou du peuplement en considérant l'ensemble des organes de l'arbre. Or, la quantification précise de la biomasse et des réserves et le passage à l'échelle du peuplement forestier semblent indispensables pour mieux estimer la production et le bilan de C et d'N des parcelles forestières, éléments-clé pour la compréhension des fonctionnements du cycle du C et de l'N d'une forêt (Saugier, 1999).

L'objectif principal de ce chapitre est donc d'étudier l'effet de l'âge sur les quantités de réserves carbonées et azotées, et sur les schémas de répartition des réserves au sein de l'arbre pour trois peuplements de chênes sessiles d'âges différents (fourré, gaulis, futaie). Pour cela, nous avons tout d'abord quantifié, pour les trois classes d'âge les biomasses totales, les biomasses vivantes et les réserves pour chaque organe de l'arbre aussi bien pour les arbres dominants échantillonnés que pour l'ensemble du peuplement. Nous avons également étudié l'effet de l'âge de l'arbre sur la répartition des biomasses et des quantités de réserves entre les différents organes de l'arbre à l'échelle de l'arbre dominant et à l'échelle du peuplement. Pour cette étude, deux dates phénologiques clés ont été retenues : le 08 juin 2011 et le 1^{er} février 2012. La première date correspond à la maturité foliaire et à une période où les réserves carbonées et azotées sont en cours de formation, et la seconde correspond à la période

hivernale suivant la fin du stockage des réserves, durant laquelle les réserves azotées sont stables et les réserves carbonées décroissent lentement (voir chapitre III).

2. Matériel et méthodes

Les estimations des quantités de réserves carbonées et azotées reposent sur la quantification des concentrations en composés de réserve décrites dans le Matériel et Méthodes général (chapitre II) et dont les résultats sont présentés dans le chapitre III, ainsi que sur l'estimation des biomasses de chaque organe de l'arbre : feuilles, branches, branches de l'année et de l'année précédente, tronc, grosses racines et racines moyennes et fines (diamètre < 10 mm). Ces estimations ont été réalisées à l'échelle de l'arbre dominant échantillonné et à l'échelle du peuplement pour chacun des trois peuplements étudiés (fourré, gaulis, futaie), aux deux dates phénologiques choisies.

Les estimations des biomasses reposent sur une approche combinant des variables dendrométriques mesurées sur les trois peuplements (circonférence, hauteur, voir chapitre II parties 5 et 7.1), des inventaires en plein (voir chapitre II, partie 4) avec des relations allométriques. Ces dernières ont été soit établies à partir d'un échantillon d'arbres abattus *in situ*, soit sélectionnées dans la littérature.

2.1. Abattages des arbres pour l'établissement des relations allométriques

2.1.1. Fourré

Trois arbres ont été abattus les 4 avril, 18 mai, 8 juin et 30 août 2011 et six arbres le 1^{er} février 2012. La biomasse des différents compartiments des arbres abattus (tronc, branches totales, branches de l'année et de l'année précédente, bourgeons, feuilles, racines moyennes et fines, grosses racines et pivot) a été pesée après abattage. Pour chaque organe, un échantillon frais a été pesé et congelé après collecte. Tous les échantillons ont été ensuite lyophilisés et à nouveau pesés pour connaître leur poids sec. Le pourcentage d'humidité ainsi obtenu a été appliqué aux biomasses fraîches de chaque compartiment pour les exprimer en masse sèche. La circonférence du tronc (mesurée à 80 cm de hauteur) et la hauteur totale de ces arbres ont été mesurées. Ainsi, au total 18 arbres ont généralement été utilisés pour établir les relations allométriques permettant d'estimer les biomasses des différents organes de l'arbre.

2.1.2. Gaulis

Deux arbres ont été abattus en juin 2011, deux en octobre 2011 et deux en juin 2012. Compte tenu de la difficulté pour extraire les systèmes racinaires du sol, seulement 4 systèmes racinaires de ces arbres ont été excavés. Les biomasses fraîches et sèches des différents compartiments ont été établies comme pour les arbres du fourré. La circonférence du tronc (mesurée à 120 cm de hauteur) et la hauteur totale ont été mesurées. Ainsi, 6 arbres au total

ont généralement été utilisés pour établir les relations allométriques permettant d'estimer les biomasses des différents organes de l'arbre.

2.1.3. Futaie

Aucun arbre de la futaie n'a été abattu pour réaliser des mesures directes de biomasses. Les relations allométriques permettant de calculer la biomasse des différents organes de l'arbre ont été sélectionnées dans la littérature. Toutefois, des carottes de tronc de 10 cm ont été prélevées sur ces arbres et ont permis de connaître les proportions d'écorce, de phloème, d'aubier et de duramen du tronc.

2.2. Estimation des biomasses des différents organes d'un arbre dominant du peuplement

2.2.1. Choix des arbres pour les estimations des biomasses des différents organes

Pour le gaulis et la futaie, nous avons estimé aux deux dates d'étude la biomasse des organes des six arbres dominants du peuplement dont les concentrations en composés azotés et carbonés ont été mesurées et dont la croissance radiale au cours de la saison est connue (chapitre II, partie 7.1).

Pour le fourré, les mesures de concentrations ont été réalisées sur des arbres différents à chaque date. L'estimation des biomasses a donc été effectuée pour les 31 arbres co-dominants et dominants suivis en croissance tout au long de l'expérimentation (voir chapitre II, partie 7.1) car ils présentent une circonférence de tronc proche des arbres échantillonnées (Tableau IV.1).

Tableau IV.1. Circonférence moyenne et écart-type (en cm) des arbres ayant servi à établir les relations allométriques pour estimer les biomasses (abattus), des arbres dont le diamètre du tronc a été mesuré régulièrement au cours de l'expérimentation (suivis) et des arbres échantillonnés pour les dosages des composés carbonés et azotés (échantillonnés) pour les trois peuplements.

	Fourré	Gaulis	Futaie
Abattus	5.50 ± 0.98	33.93 ± 3.36	-
Suivis	5.62 ± 1.41	23.39 ± 6.65	183.35 ± 47.62
Echantillonnés	entre 4 et 7	23.93 ± 1.21	210.15 18.56

2.2.1. Relations allométriques pour les estimations des biomasses des organes de l'arbre

Dans cette partie sont présentées les méthodes et les équations utilisées pour calculer les biomasses des différents organes des arbres dominants échantillonnés de chaque peuplement aux deux dates d'étude. Les relations allométriques ont été définies grâce aux abattages d'arbres de la parcelle pour le fourré et le gaulis. Les relations allométriques utilisées pour la futaie sont issues de la littérature et ont toutes été établies pour le chêne sessile ou le chêne pédonculé mature à l'échelle nationale. Ces relations permettent d'estimer la biomasse du tronc (et la répartition de cette biomasse entre l'écorce, le phloème, l'aubier et le duramen du tronc), des branches totales et des branches n (âgées d'un an au plus) et $n-1$ (âgées de deux ans au plus), des feuilles, des grosses racines (diamètre > 10 mm) et des racines moyennes et fines. Toutes les biomasses sont exprimées en g de matière sèche (MS).

Afin de valider l'utilisation des relations établies à partir des abattages et des mesures dendrométriques de notre étude pour estimer les biomasses des organes, un modèle linéaire a été utilisé pour tester la significativité des composantes de la relation, à savoir la pente et l'ordonnée à l'origine. Le seuil de significativité a été fixé à 0.05. Ces analyses statistiques ont été effectuées avec le programme R, version 2.14.1 (R Development Core Team 2011). Les valeurs des tests sont présentées sous la figure correspondant à chaque relation allométrique présentée.

Pour l'étude à l'échelle du peuplement, aucune étude statistique n'a pu être réalisée car nous ne disposons pas de répétition pour chaque peuplement.

Il a été précédemment montré que les composés de réserve mobilisables sont stockés dans les tissus vivants du bois (Saranpää et Holl, 1989 ; Höll, 1997 ; Barbaroux *et al.*, 2003 ; El Zein *et al.*, 2011b). Par conséquent, seules les biomasses vivantes ont été considérées pour calculer les quantités de réserves au sein des organes ligneux. Ainsi, le bois de cœur n'a pas été pris en compte dans nos estimations.

2.1.1.1. Biomasses des arbres du fourré

a. Biomasse du tronc

La biomasse du tronc (B_{tronc}) a été calculée à partir d'une estimation du volume de tronc et de la densité de bois du tronc. Le volume de tronc a été calculé grâce à l'équation de Dick (1984 ; dans Zianis *et al.*, 2005) (équation 1), établie pour le chêne pédonculé. Cette équation calcule un volume de tronc à partir du diamètre du tronc et de la hauteur totale de l'arbre.

$$(1) \text{Volume de tronc} = D^{2.00333} * H^{0.85925} * e^{-2.86353}$$

avec Volume de tronc en dm^3 , D , le diamètre du tronc en cm et H , la hauteur totale de l'arbre en m.

Le diamètre du tronc des 31 arbres est connu au 8 juin 2011 et au 1^{er} février 2012. La hauteur totale des arbres a été mesurée en avril 2011 ainsi qu'au 1^{er} février 2012. Comme nous ne disposons pas de mesure de la hauteur totale pour le 8 juin 2011, cette dernière a été estimée à partir de la relation entre la hauteur des arbres au 26 avril 2011 et leur circonférence au 26 avril 2011 (Figure IV.1, équation 2) d'une part, et de la circonférence au 8 juin 2011 d'autre part. Cette date du mois d'avril a été choisie car il s'agit de la date la plus proche du 8 juin 2011 où la hauteur des arbres a été mesurée.

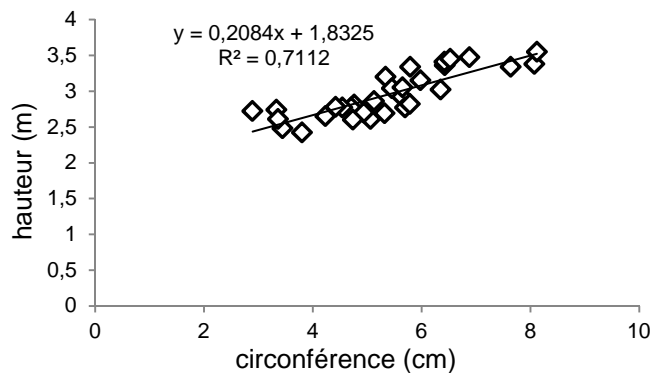


Figure IV.1. Relation entre la circonférence de l'arbre au 26 avril 2011 et sa hauteur totale au 26 avril 2011 (n = 31 arbres) ($t = 13.5$, $p < 0.0001$ pour l'ordonnée à l'origine, et $t = 8.45$, $p < 0.0001$ pour la pente de la fonction).

$$(2) H = 0.2084 * C + 1.8325$$

avec H , la hauteur totale de l'arbre (en m) et C , la circonférence du tronc (en cm) à 80 cm.

Pour vérifier la pertinence de l'application de cette relation à la date du 8 juin, l'équation 2 a été appliquée aux circonférences des arbres au 1^{er} février 2012, date à laquelle la circonférence et la hauteur totale des arbres ont été mesurées. Les hauteurs des arbres calculées au 1^{er} février à partir de cette relation sont proches de celles mesurées (Figure IV.2). La relation établie pour le 26 avril semble donc suffisamment robuste pour être appliquée au 8 juin 2011.

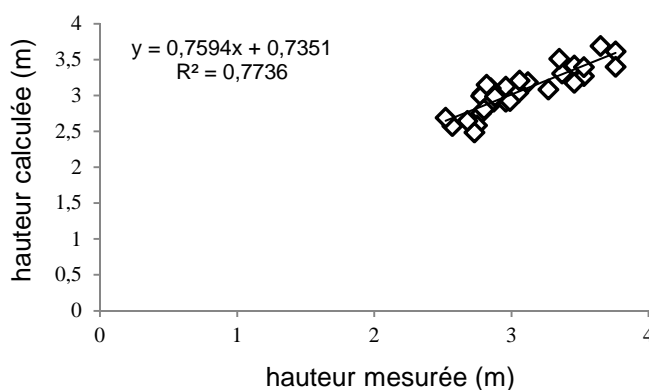


Figure IV.2. Relation entre la hauteur de l'arbre mesurée au 1^{er} février et la hauteur de l'arbre au 1^{er} février calculée avec l'équation 2 (n = 31 arbres) ($t = 3.13$, $p = 0.004$ pour l'ordonnée à l'origine et $t = 9.95$, $p < 0.0001$ pour la pente de la fonction).

Une fois le volume de tronc calculé à partir de l'équation 1, nous avons cherché à distinguer le phloème et l'aubier du tronc pour estimer leurs volumes respectifs. En l'absence de duramen (bois de cœur), non observé chez des arbres abattus, et en supposant l'écorce négligeable (comm. pers.), le volume total de tronc est égal au volume d'aubier + le volume de phloème. Ainsi chez le fourré, la biomasse du tronc correspond à la biomasse totale vivante du tronc de l'arbre. Chez les arbres abattus, l'épaisseur du phloème correspond en moyenne à $15.0 \% \pm 1.61$ du diamètre du tronc (mesures réalisées sur 3 arbres). Le diamètre de l'aubier a été calculé en soustrayant l'épaisseur de phloème au diamètre total du tronc, la hauteur de l'aubier du tronc a ensuite été estimée à partir de l'équation de Dhôte et de Hercé (1994) (chapitre II, partie 5) puis le volume de l'aubier a été calculé grâce à l'équation 1. Le volume de phloème a été obtenu par la différence entre le volume total de tronc et le volume d'aubier.

Une fois les volumes d'aubier et de phloème connus, il a été nécessaire de les multiplier par la densité du bois pour obtenir une biomasse. La densité du bois a été calculée à partir du poids du tronc et des volumes de tronc estimés avec l'équation 1 des arbres abattus. La densité du bois correspond à la pente de la relation de la biomasse de tronc en fonction du volume (Figure IV.3). Cette densité est égale à $637.3 \text{ g de matière sèche/dm}^3$. N'ayant pas

d'informations distinctes pour le phloème et l'aubier, cette dernière a été utilisée pour calculer aussi bien la biomasse d'aubier que celle du phloème.

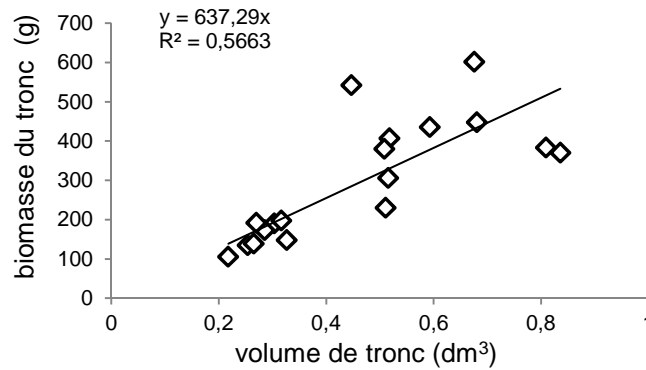


Figure IV.3. Relation entre le volume de tronc estimé et la biomasse du tronc mesurée pour les arbres abattus (n = 18 arbres) ($t = 13.6, p < 0.0001$).

b. Biomasse des branches

La biomasse totale des branches a été estimée à partir de la relation entre la biomasse totale du tronc (B_{tronc} , en g) et la biomasse des branches des 18 arbres abattus ($B_{branches}$, en g) (Figure IV.4, équation 3).

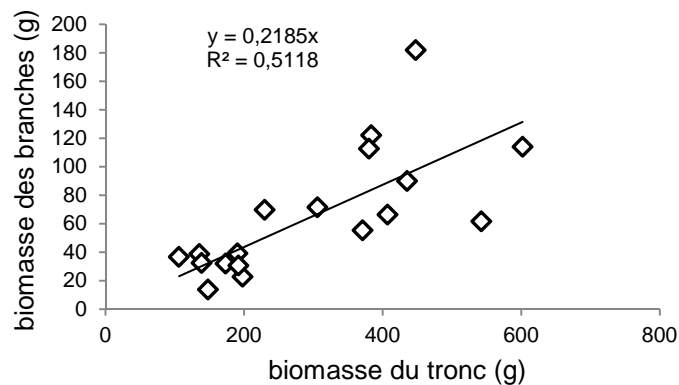


Figure IV.4. Relation entre la biomasse totale du tronc et la biomasse totale des branches des arbres abattus (n = 18 arbres) ($t = 10.2, p < 0.0001$).

$$(3) B_{branches} = 0.2185 * B_{tronc}$$

100 % de la biomasse des branches a été considérée comme vivante. L'écorce, le phloème et l'aubier n'ont pas été dissociés. Ainsi la biomasse vivante des branches est égale à $B_{branches}$.

La biomasse des branches de l'année ($B_{branches\ n}$) est fonction de la biomasse totale du tronc (B_{tronc} , en g) (Figure IV.5, équation 4). Les trois arbres abattus au 4 avril 2011 n'ayant pas encore de branches de l'année, seuls 15 arbres ont été utilisés pour cette relation.

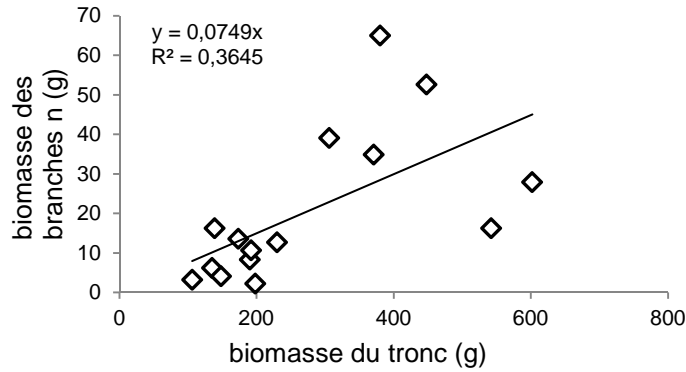


Figure IV.5. Relation entre la biomasse totale du tronc et de la biomasse totale des branches n des arbres abattus (n = 15 arbres) ($t = 6.02, p < 0.0001$).

$$(4) B_{branches\ n} = 0.0749 * B_{tronc}$$

Les mesures de biomasse des arbres abattus indiquent que la biomasse des branches n correspond à $29.4 \% \pm 18.9$ en moyenne de la biomasse totale des branches.

De la même manière, la biomasse des branches n-1 a été estimée à partir de la relation entre la biomasse totale de tronc (B_{tronc} , en g) et la biomasse de branches n-1 ($B_{branches\ n-1}$, en g) établies à partir des données des 18 arbres abattus (Figure IV.6, équation 5).

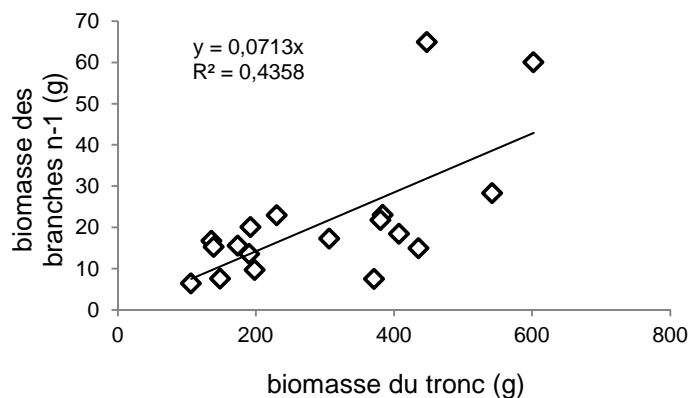


Figure IV.6. Relation entre la biomasse totale du tronc et la biomasse totale des branches n-1 pour les arbres abattus (n = 18 arbres) ($t = 8.33, p < 0.0001$).

$$(5) B_{branches\ n-1} = 0.0713 * B_{tronc}$$

La biomasse des branches de 2010 (branches n-1) correspond à, en moyenne, $31.2 \% \pm 13.5$ de la biomasse totale de branches chez les arbres abattus.

c. Biomasse des feuilles

Le LMA maximal étant atteint au 25 mai 2011, nous avons considéré que la biomasse des feuilles évolue peu à partir de cette date. Ainsi, les abattages de mai à août ont permis d'établir la relation entre la biomasse des feuilles (*BF*, en g) et la biomasse totale du tronc pour estimer la biomasse des feuilles des arbres du fourré à la date du 8 juin 2011 (Figure IV.7, équation 6).

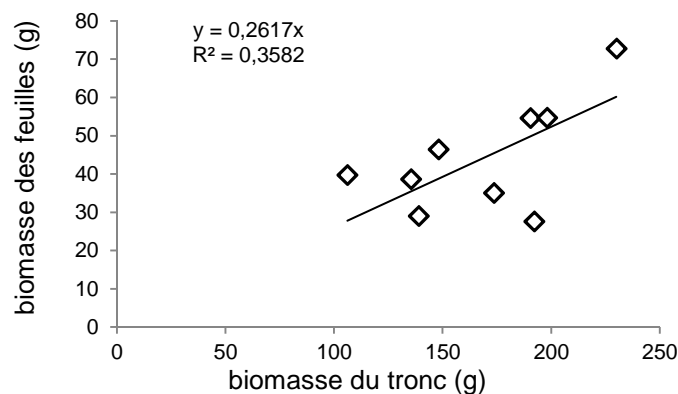


Figure IV.7. Relation entre la biomasse totale du tronc et la biomasse totale des feuilles pour les arbres abattus ($n = 9$ arbres) ($t = 11.6, p < 0.0001$).

$$(6) BF = 0.2617 * B_{tronc}$$

La biomasse des bourgeons représentant en moyenne 0.6 % de la biomasse totale de l'arbre (données non présentées), ce compartiment n'a pas été considéré pour aucune classe.

d. Biomasse des grosses racines

Les grosses racines correspondent au pivot et aux racines dont le diamètre est supérieur à 10 mm. A partir des mesures des arbres abattus, la relation de la biomasse de grosses racines (*BGR*, en g) en fonction de la biomasse totale du tronc a été établie (Figure IV.8, équation 7). Le système racinaire de certains arbres abattus étant incomplet, seuls 14 des arbres abattus ont servi à établir cette relation.

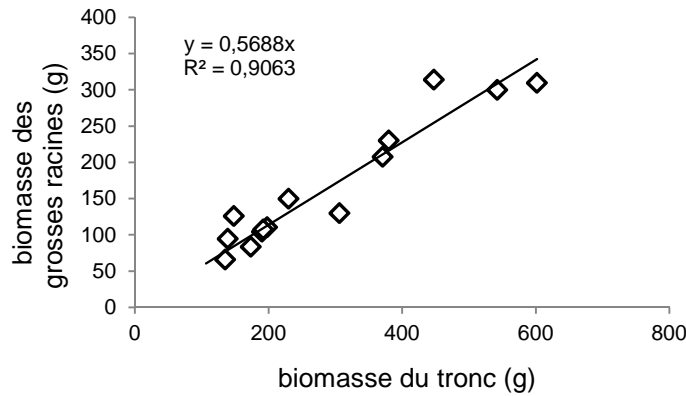


Figure IV.8. Relation entre la biomasse totale de tronc et la biomasse totale des grosses racines des arbres abattus (n = 14 arbres) ($t = 25.3, p < 0.0001$).

$$(7) BGR = 0.5688 * Btronc$$

100 % de la biomasse des grosses racines a été considérée comme vivante. L'écorce, le phloème et l'aubier n'ont pas été séparés. Ainsi, la biomasse vivante des grosses racines est égale à *BGR*.

e. Biomasse des racines moyennes et fines

Dans notre étude, nous ne distinguons pas les racines fines et les racines moyennes. Ainsi, une seule relation a été établie entre la biomasse des racines moyennes et fines (*BRFM*, en g) et la biomasse totale du tronc (*Btronc*, en g). Le calcul a été réalisé à partir des données des 8 arbres abattus en mai, août 2011 et février 2012 (Figure IV.9, équation 8), dates pour lesquelles le système racinaire des arbres a pu être excavé. Puisque la dynamique de croissance des racines fines chez les plantes est très variable d'une année à l'autre, selon les conditions environnementales (Smithwick *et al.*, 2013 ; Thwe *et al.*, 2013) et puisque le taux de mortalité est variable en fonction la taille des racines fines chez le jeune chêne pédonculé (Ponti *et al.*, 2004), nous faisons l'hypothèse que la biomasse des racines moyennes et fines ne varie entre les deux dates qu'avec l'accroissement de la biomasse du tronc.

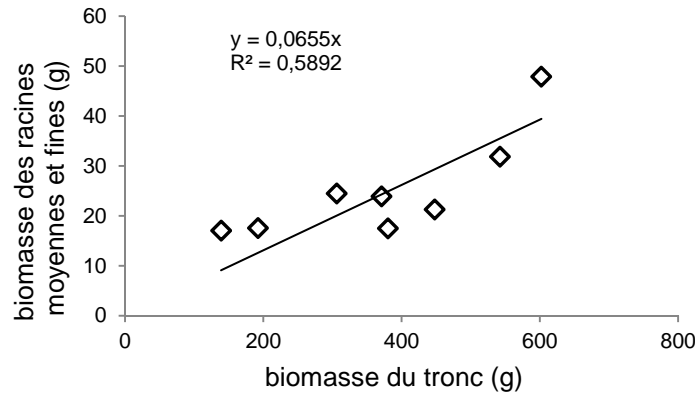


Figure IV.9. Relation entre la biomasse totale du tronc et la biomasse de racines moyennes et fines des arbres abattus (n = 8 arbres) ($t = 11.1, p < 0.0001$).

$$(8) BRFM = 0.0655 * B_{tronc}$$

2.1.1.2. Biomasses pour les arbres du gaulis

a. Biomasse du tronc

Pour estimer la biomasse totale du tronc, du phloème et de l'aubier de chaque arbre, les volumes de tronc, de tronc sous écorce, de phloème, d'aubier et de duramen ont été calculés à partir de l'équation de Dick (1984), équation 1.

Le volume de phloème a été calculé en soustrayant au volume total sous écorce le volume d'aubier et de duramen (Figure IV.10) :

$$V_{phloème} = V_{sous\ écorce} - V(aubier + duramen)$$

Le volume d'aubier a été calculé en soustrayant au volume d'aubier + de duramen le volume de duramen (Figure IV.10).

$$V_{aubier} = V(aubier + duramen) - V_{duramen}$$

Les coupes transversales de tronc sur les 6 arbres abattus ont permis de mettre en évidence que l'écorce correspond à $3.7 \% \pm 2.2$ du diamètre total du tronc mesuré à 130 cm d'hauteur, le phloème à $9.8 \% \pm 2.3$, l'aubier à $61.2 \% \pm 20.8$ et le duramen à $25.3 \pm 6.2 \%$. Les diamètres ont ainsi été calculés à partir du diamètre total de tronc pour le tronc sous écorce, le duramen et le duramen + aubier. Leur hauteur a été estimée aux deux dates à partir de la relation de Dhôte et de Hercé (1994) (voir chapitre II, partie 5).

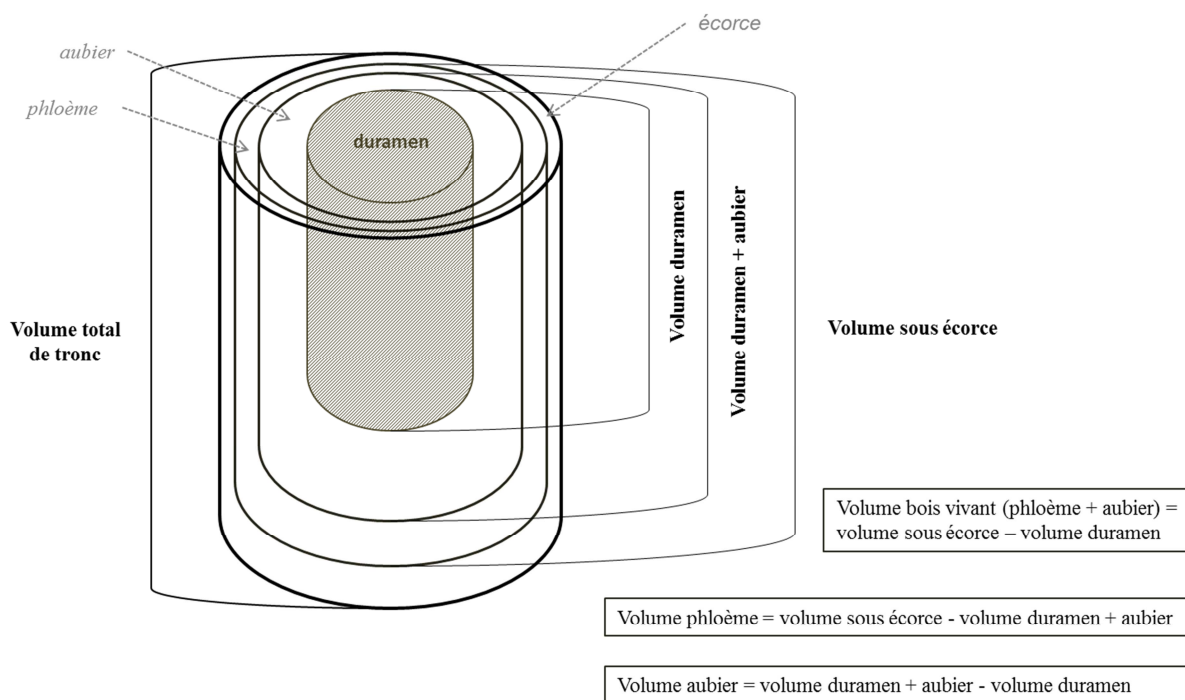


Figure IV.10. Représentation schématique des différents compartiments du tronc et de la méthode de calcul de leurs volumes respectifs.

Pour passer d'un volume à une biomasse, nous avons utilisé la densité de bois obtenue à partir des arbres abattus du gaulis (Figure IV.11). Cette densité est de 568.6 g de MS/dm³. N'ayant pas d'informations distinctes pour l'aubier, le phloème et le bois de cœur, cette dernière a été utilisée pour calculer la biomasse de l'aubier, du phloème et du bois de cœur du tronc.

Le calcul de la biomasse vivante du tronc est le même que pour le fourré, c'est-à-dire égal à la biomasse de l'aubier + la biomasse du phloème du tronc.

Lors de l'abattage des six arbres du gaulis, des rondelles ont été prélevées à plusieurs hauteurs de tronc (base du tronc, 130 cm, 300 cm et base du houppier) et ont permis de mesurer l'épaisseur d'écorce, de phloème, d'aubier et de duramen pour chaque tronçon de tronc. Pour vérifier la validité de notre méthode de calcul de la biomasse vivante du tronc, le volume total et le volume vivant de chaque tronçon ont été calculés pour chaque arbre en utilisant d'une part le calcul du volume d'un cylindre (surface x hauteur) et d'autre part la formule de Dick (1984), équation 1. La proportion moyenne de biomasse vivante du tronc estimée à partir de la méthode des cylindres est de 90.3 %, celle estimée à partir des calculs de Dick est très proche (89.3 %). Ce résultat signifie que la formule considérée influence peu l'estimation de la proportion de biomasse vivante du tronc au sein de la biomasse du tronc. L'équation de Dick

(1984) a été ensuite utilisée pour calculer la biomasse du tronc et la biomasse vivante du tronc en se servant uniquement des proportions de phloème et d'aubier établies à 130 cm, comme décrit précédemment. Nous avons estimé que le pourcentage de biomasse vivante de tronc est d'en moyenne 88.7 %. La méthode décrite ci-dessus pour estimer la biomasse vivante du tronc des arbres du gaulis est alors considérée comme fiable car la proportion de biomasse vivante du tronc est très proche de celle calculée en découpant le tronc en plusieurs sections.

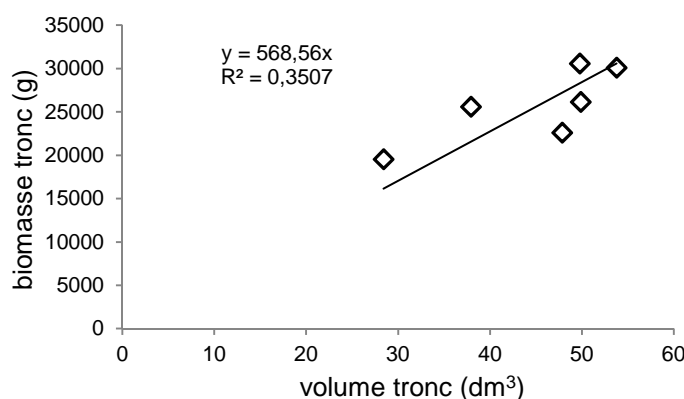


Figure IV.11. Relation entre le volume du tronc estimé et la biomasse du tronc des arbres abattus (n = 6 arbres) ($t = 18.4, p < 0.0001$).

b. Biomasse des branches

Un ratio moyen de biomasse des branches totale par rapport à la biomasse totale du tronc de 0.239 (± 0.06) a été calculé à partir des abattages et a été appliquée pour estimer la biomasse des branches ($B_{branches}$, en g) des arbres du gaulis (équation 9).

$$(9) B_{branches} = 0.239 * B_{tronc}$$

Des coupes dans les branches chez les arbres abattus ont été réalisées et la biomasse vivante de chaque rondelle a été mesurée. La proportion moyenne de biomasse vivante entre la base et le haut du houppier est de 90.9 % \pm 12.8. Cette valeur a été appliquée pour estimer la biomasse vivante des branches. Comme pour les arbres du fourré, nous n'avons pas distingué l'écorce, le phloème et l'aubier des branches.

Chez les arbres abattus du gaulis, 4.4 % \pm 1.6 de la *biomasse des branches* correspond à des *branches n* et 5.9 % \pm 1.5 à des *branches n-1*. Ces proportions ont été utilisées pour estimer les biomasses des branches n et n-1 des arbres du gaulis.

c. Biomasse des feuilles

La biomasse des feuilles (BF , en g) au 8 juin 2011 a été estimée en utilisant un ratio moyen biomasse des feuilles/biomasse totale du tronc de $0.102 (\pm 0.03)$, déterminé à partir des abattages (équation 10) :

$$(10) \quad BF = 0.102 * B_{tronc}$$

d. Biomasse des grosses racines

Comme expliqué précédemment, seuls 4 arbres abattus ont fait l'objet d'excavation du système racinaire. A partir des abattages, la relation biomasse des grosses racines (BGR , en g) en fonction de la biomasse totale du tronc (B_{tronc} , en g) a été établie (Figure IV.12, équation 11).

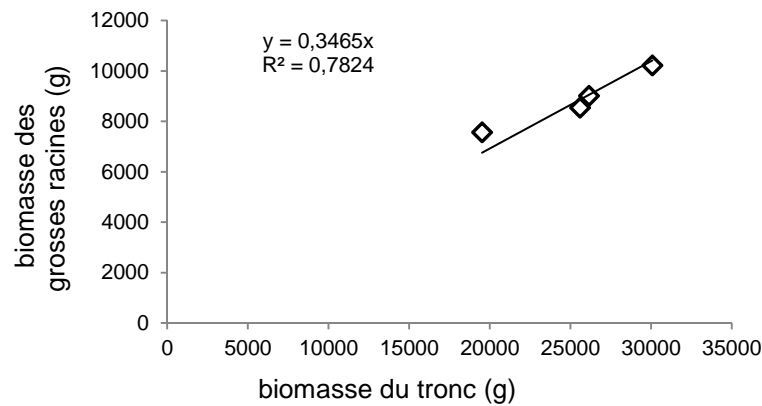


Figure IV.12. Relation entre la biomasse totale du tronc et la biomasse totale des grosses racines des arbres abattus (n = 4 arbres) ($t = 34.6, p < 0.0001$).

$$(11) \quad BGR = 0.3465 * B_{tronc}$$

La proportion de bois vivant des grosses racines a été considérée égale à celle des branches totales, comme expliqué précédemment pour le fourré.

e. Biomasse des racines moyennes et fines

La relation biomasse des racines moyennes et fines ($BRFM$, en g) en fonction de la biomasse totale du tronc (B_{tronc} , en g) a été établie à partir des 4 arbres abattus (Figure IV.13, équation 12) et utilisée pour calculer la biomasse des racines moyennes et fines au 8 juin 2011 et au 1^{er} février 2012 pour les 6 arbres échantillonnés. Les mêmes hypothèses que pour le fourré ont été appliquées aux arbres du gaulis.

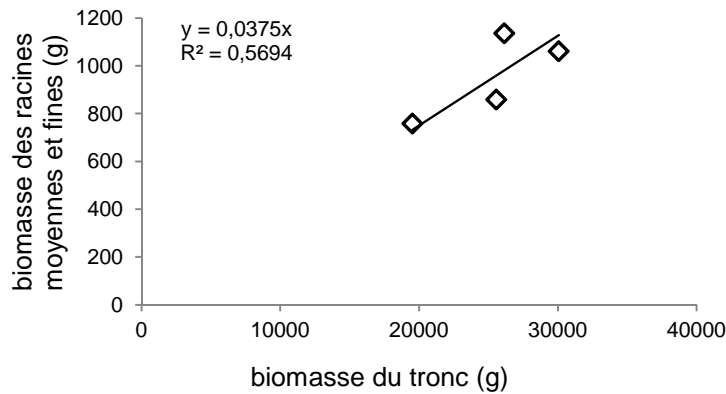


Figure IV.13. Relation entre la biomasse du tronc et la biomasse des racines moyennes et fines des arbres abattus (n = 4 arbres) ($t = 16.8, p < 0.0001$).

$$(12) \quad BRFM = 0.0375 * B_{tronc}$$

2.1.1.3. Biomasse des arbres de la futaie mature

a. Biomasse du tronc

L'estimation des volumes d'aubier et de phloème du tronc a été réalisée à partir de la même méthode que pour le gaulis.

Le carottage des six arbres échantillonnés de la parcelle pour le dosage des réserves a permis de calculer la proportion moyenne de l'écorce ($0.98 \% \pm 0.12$), du phloème ($1.86 \% \pm 0.20$) et de l'aubier ($5.38 \% \pm 1.65$) par rapport au diamètre total du tronc. Les proportions respectives de chaque arbre ont été utilisées pour estimer les volumes de l'aubier et du phloème des six arbres échantillonnés.

En absence de mesure réalisée sur les arbres de la futaie, la densité de bois utilisée pour le passage du volume à la biomasse est de 550 g de MS/dm^3 , valeur mesurée sur le chêne sessile par Barbaroux (2002).

b. Biomasse des branches

La biomasse des branches a été estimée en soustrayant le volume total du tronc calculé à partir de l'équation de Dick (1984) (équation 1) au volume du bois total aérien calculé à partir de la relation de Vallet *et al.* (2006), établie pour le chêne sessile mature de plus de 50 cm de circonférence (équations 13 à 15) :

- Le volume du bois aérien total a été estimé avec l'équation 13 (Vallet *et al.*, 2006) :

$$(13) \quad \text{Volume aérien total (m}^3\text{)} = \text{form} * \frac{1}{40000 * \pi} * C130^2 * H$$

- Avec *form*, un coefficient de forme estimé à partir de l'équation (14) :

$$(14) \quad \text{form} = (\alpha + \beta * C130 + \gamma * hdn)$$

avec α (0.471), β (-0.000345) et γ (0.377), les paramètres ajustés pour le chêne sessile.

- Et *hdn*, la variable de « robustesse » de l'arbre calculée à partir de l'équation (15) :

$$(15) \quad hdn = C130^{1/2} / H$$

avec *C130*, la circonférence du tronc en cm, et *H*, la hauteur totale de l'arbre en m.

La biomasse vivante des branches a été estimée à partir d'une proportion de bois vivant (*propBVbranches*) calculée avec la relation de Le Maire (2005) (équation 16), établie pour le chêne mature :

$$(16) \quad \text{propBVbranches} = \min(-0.0000121 * (\min(\text{Btronc} + \text{Bbranches}; 15000) * 0.22)) + 0.372 + \frac{235.7}{\min(\text{Btronc} + \text{Bbranches}; 15000) * 0.22}; 1)$$

La proportion de branches *n* et *n-1* au sein du houppier établies pour les arbres du gaulis ont été utilisées (soit 4.4 % pour les branches *n* et 5.9 % pour les branches *n-1*) car il n'existe pas, à notre connaissance, de données dans la littérature pour la futaie de chênes.

c. Biomasse des feuilles

La biomasse foliaire de chaque arbre a été déterminée grâce à différentes mesures réalisés sur la parcelle : l'indice de surface foliaire (LAI, en m² de feuilles/m² de sol) de la parcelle (voir chapitre II, partie 7.3) et la masse foliaire sèche par unité de surface foliaire (LMA₀, en g/m² de feuilles) maximale (feuilles de lumière) des arbres échantillonnés.

- Le LMA moyen (en g/m²) du houppier de chaque arbre a été calculé à partir de l'équation 17.

$$(17) \quad \text{LMA moyen} = \frac{\text{LMA}_0}{-k * \text{LAI}} * (e^{(-k * \text{LAI})} - 1)$$

avec LMA_0 , le LMA du haut du houppier de l'arbre mesuré (voir chapitre II, partie 7.3) (en g/m²), LAI , l'indice foliaire mesuré (voir chapitre II, partie 7.3) et k , le coefficient d'extinction du LMA au sein du couvert, soit 0.187 pour le chêne sessile (Davi *et al.*, 2008).

- Le diamètre du houppier chez le chêne a été calculé avec l'équation de Hemery (2005) (équation 18) :

$$(18) \quad CD = 1,71733 + 15,6159 * \frac{\frac{C_{130}}{\pi}}{100}$$

avec D , le diamètre de l'arbre à 130 cm (en m) et C_{130} , la circonférence de l'arbre à 130 cm (en cm).

- La surface du houppier (en m² de sol) est alors calculée à partir de l'équation 19 :

$$(19) \quad \text{Surface houppier} = \pi * \frac{CD^2}{4}$$

- La biomasse des feuilles (en g) a alors été estimée comme le produit du LAI chêne sessile avec le LMA moyen et la surface de houppier :

$$(20) \quad BF = LAI * LMA \text{ moyen}$$

d. Biomasse des grosses racines

Pour estimer la biomasse des grosses racines, nous avons utilisé la relation de Genet *et al.* (2010), établie pour le chêne sessile et basée sur l'âge du peuplement (équation 21).

$$(21) \quad BGR = (0.8637 * age_{peup}^{-0.3186}) * BBOIS$$

avec BGR , la biomasse totale des grosses racines (en g), age_{peup} , l'âge du peuplement et $BBOIS$, la biomasse totale aérienne de bois (tronc + branches) (en g).

La même proportion de biomasse vivante que pour les branches a été utilisée pour obtenir la biomasse vivante des grosses racines car une symétrie entre ces deux compartiments est généralement admise. Nous n'avons pas fait de distinction entre phloème et aubier.

e. Biomasse des racines moyennes et fines

Pour calculer la biomasse des racines moyennes et fines de chaque arbre en 2011, nous avons utilisé d'une part la biomasse des feuilles des chênes calculée en 2011 et d'autre part le rapport entre la biomasse des racines moyennes et fines et la biomasse des feuilles calculée à

partir des mesures de Chemidlin Prévost-Bouré (2008) réalisées en 2005 sur notre peuplement. Chemidlin Prévost-Bouré (2008) a mesuré une biomasse moyenne de racines moyennes et fines de la futaie mature (chênes + charmes) de 836 g de MS/m² de sol en 2005. Le LAI total (chênes + charmes) de la parcelle en 2005 est de 5.2 m² de feuilles/m² de sol (comm. pers. Dufrêne E.). En faisant l'hypothèse que le LMA du charme est le même que celui du chêne pour un même niveau de radiation reçu et que le LMA des feuilles de lumière (LMA_0) ne varie pas entre les années, nous avons utilisé l'équation 17 pour calculer le LMA moyen du peuplement (chênes + charmes) à partir du LMA_0 du chêne sessile mesuré en 2011, du LAI total de la parcelle en 2005 et du coefficient k (0.187). La multiplication du LAI par le LMA moyen a permis d'estimer une biomasse de feuilles (chênes + charmes) égale à 349 g/m² de sol. Ainsi le rapport entre la biomasse des racines moyennes et fines et la biomasse des feuilles est égal à 2.40. Nous faisons l'hypothèse que ce rapport, établi pour le mélange d'espèces chêne + charme, est valable pour chaque espèce prise individuellement. La biomasse des feuilles de chaque arbre en juin 2011 a alors été multipliée par 2.40 pour obtenir la biomasse des racines moyennes et fines à cette date.

En absence de données dans la littérature sur les relations allométriques permettant d'estimer la biomasse des racines moyennes et fines en hiver 2012, nous avons utilisé la même valeur de biomasse aux deux dates d'étude.

2.3. Calcul des quantités de réserves (C, N) par organe et par arbre

La quantité de composé carboné ou azoté par compartiment de l'arbre est le résultat du produit de la concentration du composé avec la masse du compartiment. Ainsi, la concentration de chaque composé a été multipliée par la biomasse de l'organe de l'arbre correspondant.

Pour le gaulis et la futaie, les quantités de réserves ont été calculées pour les arbres échantillonnés. En revanche, pour le fourré, les arbres échantillonnés étant différents entre les deux dates d'échantillonnage, les quantités de réserves carbonées et azotées ont été estimées pour les 31 arbres suivis en croissance. Les quantités de réserves ont alors été calculées à partir de la concentration moyenne du composé.

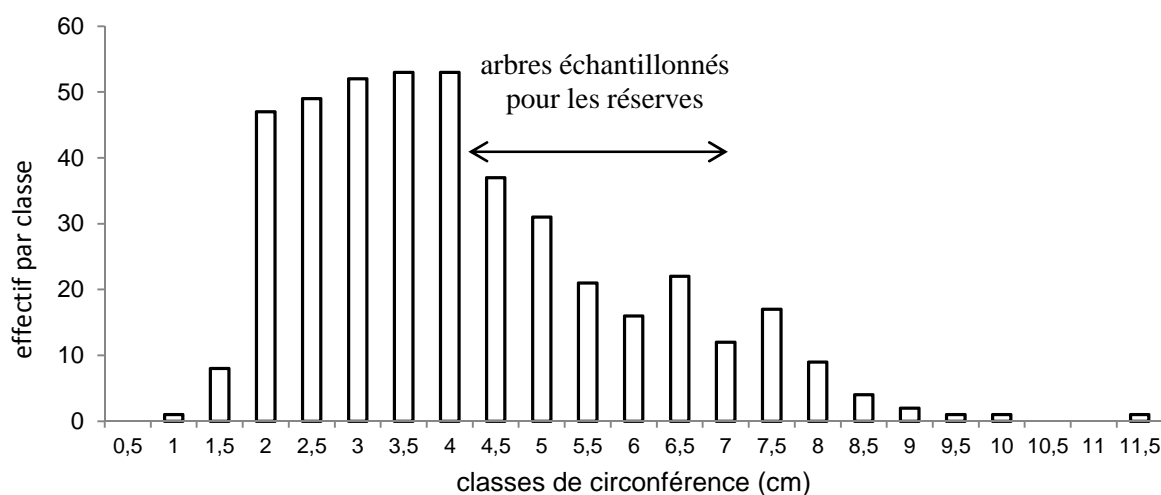


Figure IV.14. Distribution des arbres inventoriés en février 2012 du fourré (n = 437 arbres).

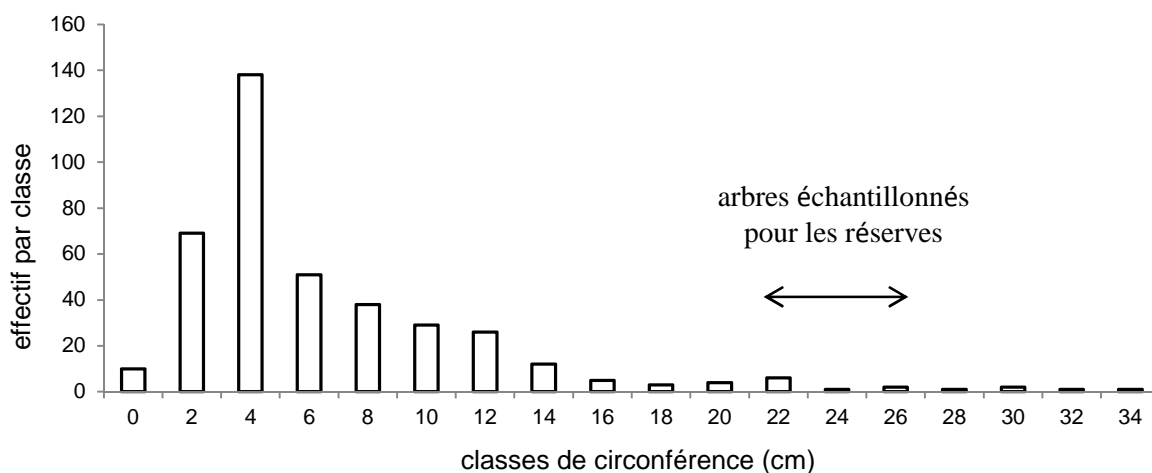


Figure IV.15. Distribution des arbres inventoriés en février 2012 du gaulis (n = 389 arbres).

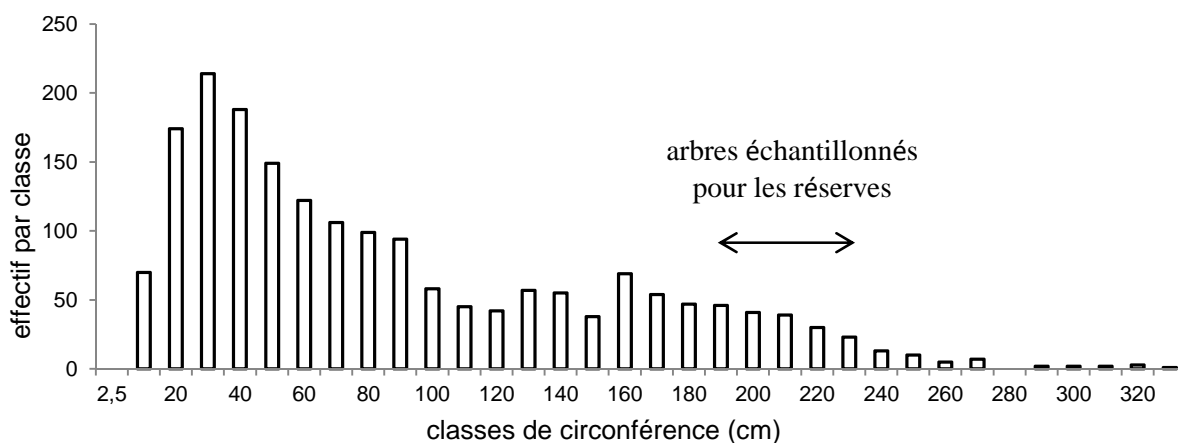


Figure IV.16. Distribution des arbres inventoriés en février 2006 de la futaie mature (n = 1905 arbres).

Le calcul des quantités de réserve repose sur plusieurs hypothèses :

- les concentrations de l'aubier du tronc, des grosses racines et des racines moyennes et fines ne varient pas selon un profil spatial au sein de l'organe ;
- les concentrations des composés des branches âgées de plus de deux ans correspondent à la moyenne entre les valeurs des branches n-1 et de l'aubier du tronc. Ceci se justifie par l'existence d'un gradient de concentration des réserves carbonées et azotées au sein du tronc et au sein du houppier (la concentration augmentant avec la hauteur du tronc et vers les extrémités des branches) (Barbaroux, 2002 ; Valenzuela Nunez, 2006) ;
- les concentrations des différents composés sont considérées comme stables au sein des différentes strates de feuilles du houppier ;
- les concentrations des composés des grosses racines des arbres du fourré et du gaulis sont égales à celles de l'aubier du tronc.

2.4. Estimation des biomasses par organe à l'échelle du peuplement forestier

2.4.1. Démarche générale pour l'estimation des biomasses des différents organes

Le fourré et le gaulis sont des parcelles monospécifiques de chênes sessiles tandis que la futaie est une forêt de chênes sessiles matures avec un sous-bois dense de charmes. La biomasse des charmes représente environ 8.4 % de la biomasse totale de la futaie (comm. pers. Nicolas Delpierre). De plus, dans notre étude, seuls les chênes sessiles ont été échantillonnés pour doser les composés de réserve. Ainsi, seuls les chênes sessiles de la parcelle ont été considérés pour estimer les biomasses vivantes des arbres de chaque peuplement. Les inventaires en plein des trois parcelles ont permis de connaître le nombre d'arbres pour une surface de sol donnée (voir chapitre II, partie 4).

Les distributions des circonférences de tronc des chênes sessiles inventoriés de chaque parcelle ne suivent pas une loi normale et les arbres de petites circonférences sont nombreux pour les trois peuplements (Figures IV.14, 15 et 16).

2.4.2. Méthodes de calcul des biomasses des arbres de chaque peuplement

Les biomasses totales (vivant + duramen) et vivantes de tous les organes (tronc, branches, branches n et n-1, feuilles, grosses racines et racines moyennes et fines) des chênes sessiles des trois peuplements ont été estimées pour les deux dates d'étude choisies, à savoir le 8 juin

2011 et le 1^{er} février 2012. La méthode générale utilisée repose sur la même démarche qu'à l'échelle de l'arbre dominant.

L'approche combine en effet l'utilisation des mesures de variables dendrométriques des arbres du peuplement (circonférence, hauteur, voir chapitre II, partie 7.1), des inventaires en plein réalisés en février 2012 pour le fourré et le gaulis et en février 2006 pour la futaie (voir chapitre II, partie 4), et l'utilisation des relations allométriques décrites précédemment.

Deux étapes préalables sont nécessaires avant d'estimer les biomasses de chaque arbre du peuplement. Cela se justifie par le fait que les relations allométriques utilisées pour estimer les biomasses sont basées principalement sur la circonférence de tronc des arbres et qu'il est donc nécessaire de connaître la circonférence de chaque arbre de chaque peuplement aux deux dates d'étude.

Ainsi, la première étape consiste à identifier les arbres du peuplement qui ont une croissance nulle durant la période d'étude. En effet, il est reconnu que les arbres d'un peuplement n'ont pas la même croissance radiale selon leur taille et leur statut social. La croissance est généralement plus faible voire nulle chez les arbres dominés par rapport à celle des arbres dominants du peuplement (Binkley *et al.*, 2002). Les arbres du peuplement les plus petits finissent ainsi généralement par dépérir. Nous avons donc identifié les arbres ayant une croissance nulle pour chaque peuplement afin de leur attribuer une même circonférence pour les deux dates d'étude (méthode présentée en 2.4.2.1).

Deuxièmement, nous ne disposons pas de la circonférence de tous les arbres de chaque peuplement aux deux dates. Pour la date du 8 juin 2011, seules les circonférences des arbres suivis en croissance des trois peuplements sont connues. La circonférence de tronc a en effet été mesurée régulièrement pendant la période d'étude pour un sous-échantillon d'arbres de chaque peuplement (31 arbres pour le fourré, 25 pour le gaulis et 10 pour la futaie suivis du 18 mars 2011 au 1^{er} février 2012 + 60 arbres de la futaie suivis d'avril 2006 à février 2012) (voir chapitre II, partie 7.1). Pour le 1^{er} février 2012, les circonférences de tous les arbres du peuplement sont connues pour le fourré et le gaulis grâce à l'inventaire en plein réalisé à cette date. En revanche, au 1^{er} février, seules les circonférences des arbres suivis en croissance sont connues pour la futaie car il n'y a pas eu d'inventaire de la parcelle en 2012. Ainsi, nous avons utilisé les méthodes présentées en partie 2.4.2.2 pour estimer la circonférence au 8 juin 2011 pour les trois peuplements et en 2.4.2.3 pour estimer la circonférence au 1^{er} février 2012 de tous les arbres de la futaie mature.

La partie suivante a donc pour objectif de présenter les méthodes d'identification des arbres à croissance nulle et de détermination des circonférences de tronc de chaque arbre du peuplement pour les deux dates d'étude.

2.4.2.1. Identification des arbres du peuplement ayant une croissance nulle durant la période d'étude

Pour identifier les arbres du peuplement ayant une croissance nulle, l'incrément de surface terrière (surface de tronc à 130 cm pour les arbres de la futaie, à 120 cm pour le gaulis et 80 cm pour le fourré) a été déterminé pour la période de suivi de croissance à partir des arbres suivis en croissance radiale pour chaque peuplement.

La relation entre cet incrément et la circonférence du tronc mesurée au 1^{er} février nous donne la valeur de circonférence en-dessous de laquelle nous considérons que les arbres ont une croissance nulle (Figures IV.17, 18 et 19, équations 22 à 24). Cette valeur correspond à la valeur de x pour y = 0. Ces valeurs seuils ont ainsi été fixées à 2.9 cm pour le fourré, 10.7 cm pour le gaulis et 58 cm pour la futaie. Comme mentionné plus haut, pour ces arbres, les mêmes valeurs de circonférence ont été utilisées pour le 8 juin 2011 et le 1^{er} février 2012.

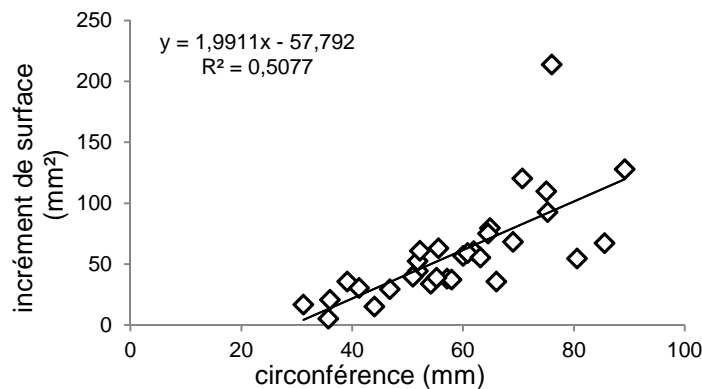


Figure IV.17. Relation entre la circonférence de l'arbre au 1^{er} février 2012 et l'incrément de surface terrière entre le 18 mars 2011 et le 1^{er} février 2012 des 31 arbres du fourré suivis en croissance ($t = -2.62$, $p = 0.014$ pour l'ordonnée à l'origine, et $t = 5.47$, $p < 0.0001$ pour la pente de la fonction).

$$(22) \quad \text{incrément de surface (mm}^2\text{)} = 1.9911 * \text{circonférence(mm)} - 57.792$$

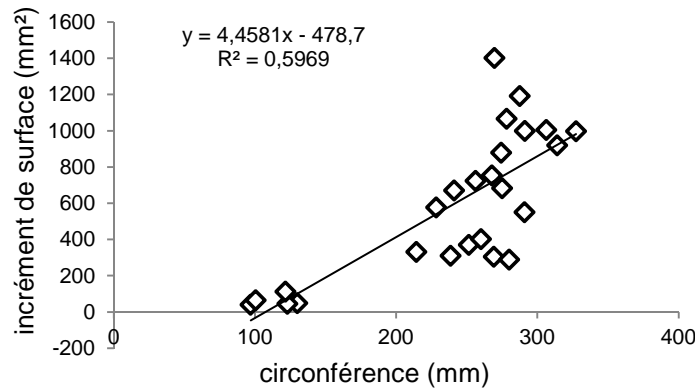


Figure IV.18. Relation entre la circonférence de l'arbre au 1^{er} février 2012 et l'incrément de surface terrière entre le 18 mars 2011 et le 1^{er} février 2012 des 25 arbres du gaulis suivis en croissance ($t = -2.52, p = 0.019$ pour l'ordonnée à l'origine, et $t = 5.84, p < 0.0001$ pour la pente de la fonction).

$$(23) \quad \text{incrément de surface (mm}^2\text{)} = 4.4581 * \text{circonférence(mm)} - 478.7$$

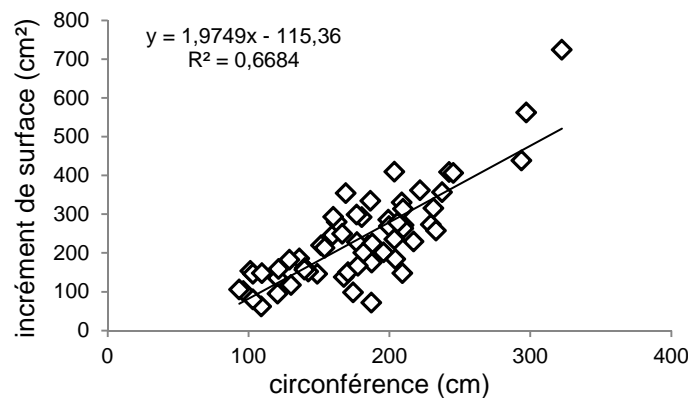


Figure IV.19. Relation entre la circonférence de l'arbre au 1^{er} février 2012 et l'incrément de surface terrière entre le 12 avril 2006 et le 1^{er} février 2012 des 60 arbres de la futaie suivis en croissance ($t = 3.40, p = 0.001$ pour l'ordonnée à l'origine et $t = 10.8, p < 0.0001$ pour la pente de la fonction).

$$(24) \quad \text{incrément de surface (cm}^2\text{)} = 1.9749 * \text{circonférence(mm)} - 115.36$$

2.4.2.2. Estimation des circonférences de tronc des arbres au 8 juin 2011 pour chaque peuplement

Les mesures de circonférence de tronc, réalisées tout au long de l'expérimentation chez un sous-échantillon d'arbres de chaque peuplement, nous permettent d'établir des relations servant à estimer la circonférence de tronc au 8 juin 2011 de tous les arbres des trois peuplements.

Pour le fourré et le gaulis, la circonférence de tronc au 8 juin de tous les arbres du peuplement ayant une croissance positive a été estimée à partir de la relation entre la circonférence au 1^{er} février 2012 et celle du 8 juin 2011 des arbres suivis en croissance (Figures IV.20 et 21, équations 25 et 26). Pour la futaie, en l'absence d'inventaire en février 2012, la circonférence de tous les arbres du peuplement n'est connue qu'à la date du 12 avril 2006. La relation entre la circonférence au 12 avril 2006 et celle du 8 juin 2011 des arbres suivis en croissance a donc été utilisée pour estimer la circonférence de tous les arbres au 8 juin 2011 (Figure IV.22, équation 27).

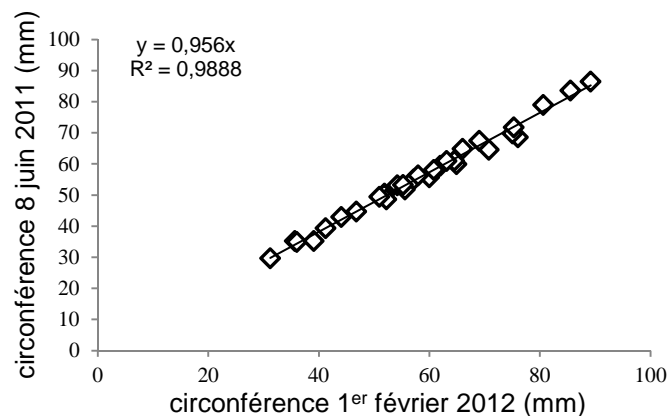


Figure IV.20. Relation entre la circonférence à 80 cm au 8 juin 2011 et la circonférence au 1^{er} février 2012 des 31 arbres du fourré suivis en croissance ($t = 216, p < 0.0001$).

$$(25) \quad \text{circonférence 8 juin} = 0.956 * \text{circonférence 1er février}$$

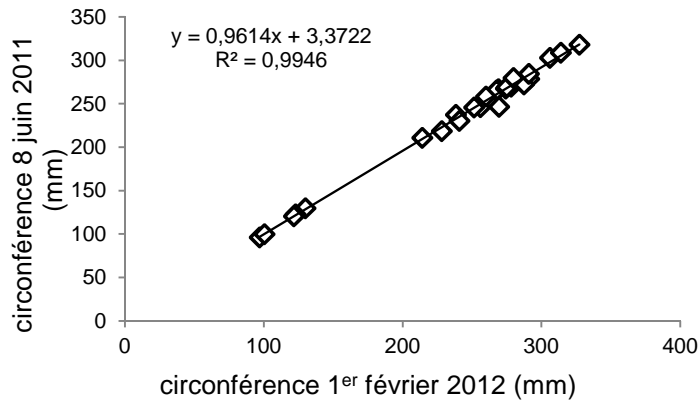


Figure IV.21. Relation entre la circonférence à 80 cm au 8 juin 2011 et la circonférence au 1^{er} février 2012 des 25 arbres du gaulis suivis en croissance ($t = 0,91$, $p = 0,370$ pour l'ordonnée à l'origine et $t = 64,9$, $p < 0,0001$ pour la pente de la fonction).

$$(26) \quad \text{circonférence 8 juin} = 0,9614 * \text{circonférence 1er février} + 3,3722$$

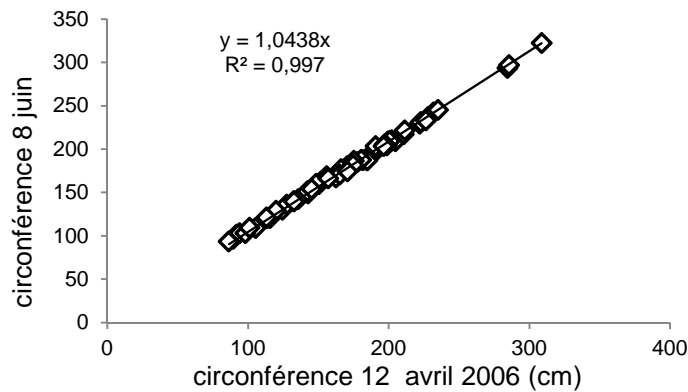


Figure IV.22. Relation entre la circonférence à 130 cm au 12 avril 2006 et la circonférence au 8 juin 2011 des 60 arbres de la futaie suivis en croissance ($t = 530$, $p < 0,0001$).

$$(27) \quad \text{circonférence 8 juin} = 1,0438 * \text{circonférence 12 avril 2006}$$

2.4.2.3. Estimation de la circonférence au 1^{er} février 2012 des arbres de la futaie

Une fois la circonférence de tronc au 8 juin 2011 définie pour tous les arbres de la futaie avec une croissance positive, la circonférence de ces arbres au 1^{er} février 2012 a été estimée grâce à la relation entre les circonférences au 1^{er} février 2012 et celles du 8 juin 2011 des 70 arbres suivis en croissance (10 arbres suivis du 18 mars 2011 au 1er février 2012 + 60 arbres suivis d'avril 2006 à février 2012) (Figure IV.23, équation 28).

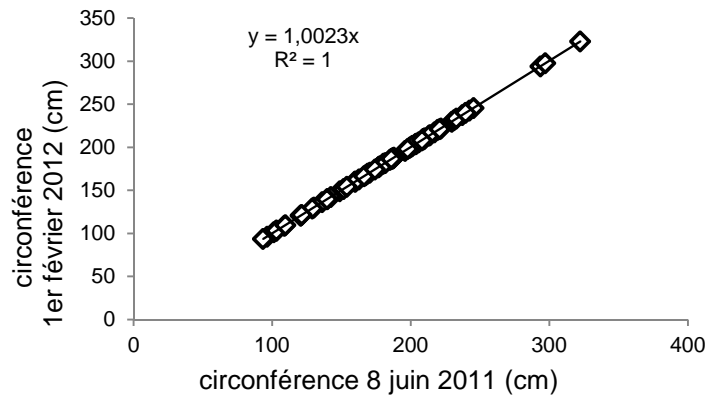


Figure IV.23. Relation entre la circonférence à 130 cm au 8 juin 2011 et la circonférence au 1^{er} février 2012 des 70 arbres suivis en croissance ($t = 8785, p < 0.0001$).

$$(28) \quad \text{circonférence 1er février} = 1.0023 * \text{circonférence 8 juin}$$

2.4.3. Estimation des biomasses des organes

Une fois les circonférences de tous les arbres de chacun des trois peuplements connues aux deux dates d'études, nous avons estimé la biomasse totale et la biomasse vivante de chaque organe des arbres étudiés. Pour cela, les relations allométriques établies à l'échelle de l'arbre pour chacun des trois peuplements ont été utilisées en faisant l'hypothèse que toutes les relations établies à l'échelle de l'arbre sont valables pour tous les chênes du peuplement.

Pour les arbres du fourré, les hauteurs des arbres ont été toutefois calculées à partir de la relation de Dhôte et de Hercé (1994) (chapitre II., partie 5) car cette relation a été établie pour toute la gamme de circonférences du peuplement, ce qui n'est pas le cas pour l'équation utilisée à l'échelle de l'arbre (équation 2) puisqu'elle a été établie uniquement pour des arbres ayant une circonférence de tronc comprise entre 2.9 et 8 cm.

Pour la futaie, deux différences sont à noter :

- En l'absence de données respectives pour chaque arbre pour le calcul de la biomasse de phloème et d'aubier du tronc, nous avons utilisé les valeurs de proportion moyenne par rapport au diamètre sous écorce établies à partir des 10 arbres dominants de la futaie échantillonnés, à savoir $1.35 \% \pm 0.54$ pour le phloème de tronc et $5.36 \% \pm 1.44$ pour l'aubier.
- pour les mêmes raisons que précédemment, la *BF* du peuplement a été estimée à partir de la moyenne des LMA_0 (LMA du haut du houppier) des arbres échantillonnés.

2.5. Calcul des quantités de réserves (C, N) à l'échelle du peuplement forestier

Pour tous les arbres de chaque peuplement, les quantités de réserves ont été calculées en multipliant la biomasse vivante de l'organe par la concentration moyenne du composé ($n = 6$ arbres).

A l'échelle du peuplement, les quantités de réserves ont été obtenues en sommant les quantités de réserves de chaque arbre du peuplement et en rapportant ensuite cette somme par unité de surface de sol. La distribution des arbres inventoriés montre que les arbres avec des circonférences inférieures à celles des arbres échantillonnés pour le dosage des réserves sont très nombreux pour les trois peuplements (Figures IV.14, 15 et 16). Pour estimer les quantités de réserves à l'échelle du peuplement, nous avons donc fait l'hypothèse que le statut social de l'arbre n'influence pas les teneurs en réserves glucidiques de l'arbre, comme cela a été montré pour le chêne sessile par Barbaroux (2002). La même hypothèse a été faite pour les composés azotés.

2.6. Modalités d'étude de la répartition des biomasses et des réserves au sein de l'arbre

Pour étudier la répartition de la biomasse, de la biomasse vivante et des quantités de réserves entre les organes pour chaque classe d'âge, ainsi que l'effet de la date d'étude et de l'âge sur cette distribution, trois modalités différentes de répartition ont été testées. Ces modalités sont détaillées ci-dessous pour la biomasse (vivante + duramen) de l'arbre mais **les mêmes ont été utilisées pour la biomasse vivante et les quantités de chaque composé carboné et azoté.**

- La modalité (A) repose sur le calcul de la répartition de biomasse entre les différents organes à la maturité foliaire. Cette modalité permet d'étudier l'effet de l'organe pour chaque classe et l'effet de l'âge sur la proportion de biomasse de chaque organe au sein de la biomasse.
- La modalité (B) a été établie aux deux dates d'étude, à partir du calcul de la répartition de biomasse entre les différents organes en excluant les feuilles. Cette modalité permet alors de tester l'effet de la date sur la répartition de la biomasse puisqu'elle exclut la biomasse foliaire à la maturité foliaire.
- La modalité (C) exclue, quant à elle, la biomasse foliaire et la biomasse de racines moyennes et fines pour l'étude de la répartition de la biomasse entre les différents organes,

pour les deux dates d'étude. Cette modalité permet de ne considérer que la *BTlignieuse* dans l'étude des distributions des biomasses totales.

2.7. Analyses statistiques

Afin de tester si les biomasses vivantes et les quantités de composés carbonés et azotés varient en fonction de la date d'échantillonnage, de la classe d'âge de l'arbre et du compartiment de l'arbre, nous avons réalisé une analyse de variance (ANOVA) à un ou deux facteurs. Pour les comparaisons multiples, des tests post-hoc (HSD-Tukey) ont été appliqués. Ces mêmes tests post-hoc ont été utilisés pour investiguer l'effet de la date, de la classe d'âge et du compartiment sur les contributions des composés des différents compartiments de l'arbre à la biomasse totale de l'arbre. En revanche, aucun test statistique n'a été réalisé pour les répartitions des biomasses car les relations allométriques utilisées pour le fourré et le gaulis impliquent une absence de variabilité intra-classe d'âge. De la même manière, pour l'étude à l'échelle du peuplement, aucune étude statistique n'a pu être réalisée car nous ne disposons pas de répétition pour chaque peuplement.

La normalité des distributions et l'homogénéité des variances (homoscédasticité) ont été testées au préalable par des tests de Shapiro-Wilk ou des tests de Fisher. En cas de non-respect des conditions d'application des tests paramétriques, des transformations logarithmiques ont été effectuées. La valeur seuil de significativité a été fixée à 0.05.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le programme R, version 2.14.1 (R Development Core Team 2011).

Tableau IV.2. Biomasse totale (B_a pour l'arbre, B_p pour le peuplement), biomasse ligneuse, biomasse du tronc, biomasse des branches et biomasse des grosses racines de l'arbre dominant et du peuplement pour les trois classes d'âge, aux deux dates d'échantillonnage. Les valeurs entre parenthèses pour l'échelle de l'arbre correspondent aux erreurs standards (n = 31 arbres pour le fourré, 6 arbres pour le gaulis et 6 arbres pour la futaie).

La biomasse ligneuse correspond à la somme des biomasses du tronc, des branches et des grosses racines. A la maturité foliaire, la B_a correspond à la somme de toutes les biomasses de l'arbre (organes ligneux, feuilles et racines moyennes et fines). Pour l'hiver 2012, la B_a correspond à la somme de la biomasse ligneuse et de la biomasse des racines moyennes et fines. La même méthode a été utilisée pour B_p .

	Fourré		Gaulis		Futaie	
	Maturité foliaire	Hiver 2012	Maturité foliaire	Hiver 2012	Maturité foliaire	Hiver 2012
<i>Arbre (en g de MS/arbre)</i>						
B_a	700 *	683 *	19430 *	20222 *	3925. 10 ³ *	3922. 10 ³ *
	(72)	(71)	(827)	(989)	(301)	(300)
Biomasse ligneuse	591 *	659 *	17859 *	19755 *	3830. 10 ³ *	3855. 10 ³ *
	(61)	(68)	(760)	(966)	(296)	(296)
- Tronc	331 *	368 *	11264 *	12460 *	2536. 10 ³ *	2553. 10 ³ *
	(34)	(38)	(480)	(610)	(194)	(195)
- Branches	72 *	81 *	2692 *	2978 *	723. 10 ³ *	728. 10 ³ *
	(7)	(8)	(115)	(146)	(57)	(57)
- Grosses racines	188 *	210 *	3903 *	4317 *	571. 10 ³ *	574. 10 ³ *
	(19)	(22)	(166)	(211)	(44)	(44)
<i>Peuplement (en g de MS/m²)</i>						
B_p	2409	2326	4119	4011	24238	24144
Biomasse ligneuse	2036	2184	3786	3919	23532	23646
- Tronc	1139	1256	2388	2471	15687	15762
- Branches	249	214	571	591	4340	4362
- Grosses racines	648	714	827	856	3505	3522

Les étoiles correspondent à des valeurs significativement différentes entre les classes d'âge pour un organe et une date donnés à l'échelle de l'arbre dominant ($p < 0.0001$). En l'absence de répétition, aucun test statistique n'a été réalisé à l'échelle du peuplement.

3. Résultats

Multiplier les concentrations des composés carbonés et azotés par la biomasse des organes de l'arbre permet de quantifier les réserves aux deux dates (maturité foliaire et hiver 2012) et pour les trois classes d'âge. Ces données permettent d'étudier les effets de l'âge sur i) les quantités de réserves carbonées et azotées de l'arbre dominant et du peuplement ; ii) leur répartition entre les différents organes de l'arbre ; iii) leur variation au sein de la biomasse vivante entre les deux dates d'étude.

3.1. Quantification des biomasses, à l'échelle de l'arbre dominant et à l'échelle du peuplement

3.1.1. Effet de l'âge sur les biomasses de l'arbre et du peuplement

3.1.1.1. Evolution avec l'âge des biomasses (vivante + duramen) de l'arbre et du peuplement

La biomasse de l'arbre dominant (B_a) augmente fortement avec son âge (Tableau IV.2). En effet, la B_a des arbres du gaulis (20 ans) à la maturité foliaire est en moyenne 27.8 fois plus grande que celle des arbres du fourré (8 ans). Celle des arbres de la futaie (150 ans) est, quant à elle, en moyenne 202 fois plus grande que celle des arbres du gaulis et 5607 fois plus grande que celle des arbres du fourré ($F = 586, p < 0.0001$). La même tendance est observée pour les biomasses hivernales ($F = 589, p < 0.0001$) (Tableau IV.2).

De la même manière, la biomasse du peuplement (B_p) augmente avec l'âge (Tableau IV.2). Cette augmentation est cependant moins importante qu'à l'échelle de l'arbre dominant. Par exemple, à la maturité foliaire, la B_p du gaulis est 2 fois plus grande que celle du fourré. Celle de la futaie est 6 fois plus grande que celle du gaulis et 10 fois plus grande que celle du fourré (Tableau IV.2).

Tableau IV.3. Pourcentage moyen entre les deux dates d'étude de biomasse vivante de chaque organe ligneux de l'arbre pour chaque classe d'âge.

	Fourré	Gaulis	Futaie
Tronc	100 %	88.2 %	23.6 %
Branches	100 %	90.9 %	40.3 %
Grosses racines	100 %	90.9 %	40.3 %

Tableau IV.4. Analyses de variance de l'effet de l'âge de l'arbre dominant, pour les deux dates d'étude, sur la biomasse de feuilles, la biomasse vivante de branches, la biomasse de branches n, la biomasse de branches n-1, la biomasse vivante de branches âgées de plus de 2 ans (branches +2 vivantes), la biomasse vivante du tronc, la biomasse d'aubier, de phloème, la biomasse vivante de racines totale (Racines vivantes_t), la biomasse vivante de grosses racines et la biomasse des racines moyennes et fines.

	Maturité foliaire		Hiver 2012	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Feuilles	584	< 0.0001	-	-
Branches vivantes	550	< 0.0001	556	< 0.0001
- branches n	550	< 0.0001	556	< 0.0001
- branches n-1	551	< 0.0001	551	< 0.0001
- branches +2 vivantes	550	< 0.0001	556	< 0.0001
Tronc vivant	781	< 0.0001	780	< 0.0001
- Aubier	663	< 0.0001	665	< 0.0001
- Phloème	347	< 0.0001	349	< 0.0001
Racines vivantes _t	625	< 0.0001	630	< 0.0001
Grosses racines vivantes	575	< 0.0001	580	< 0.0001

Racines moyennes et fines	593	< 0.0001	593	< 0.0001
---------------------------	------------	--------------------	------------	--------------------

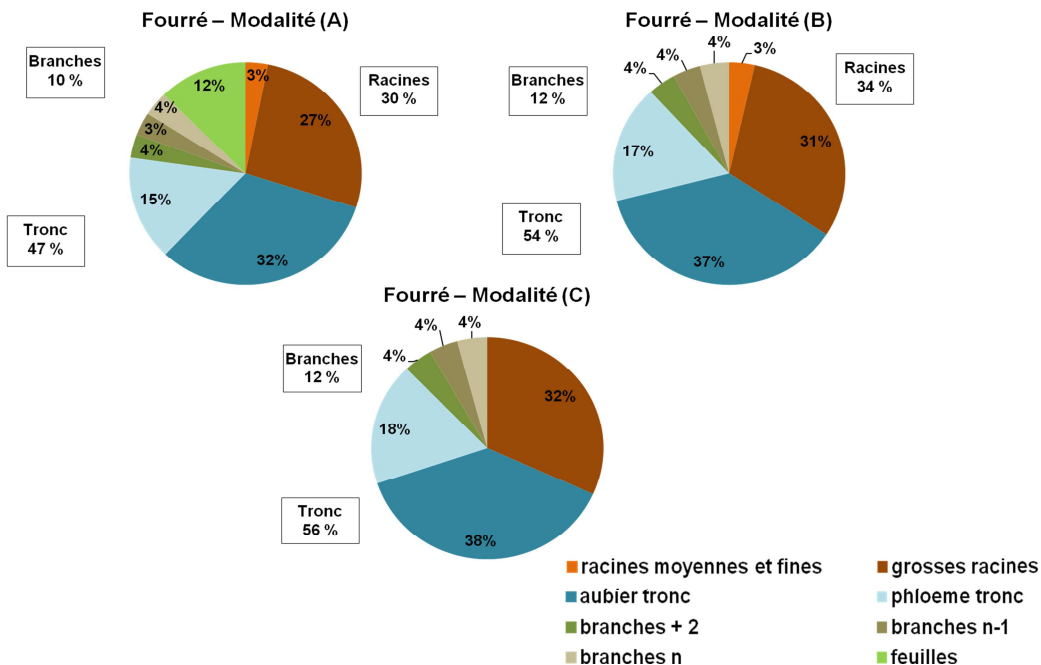
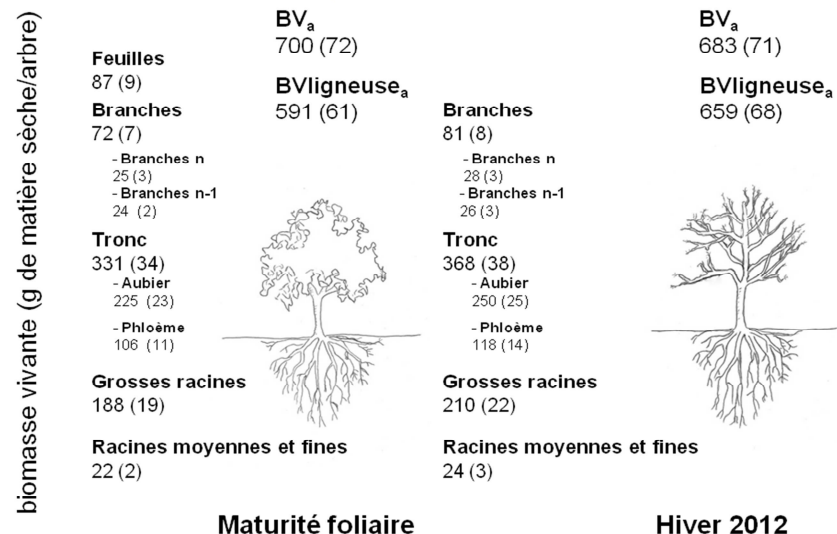
3.1.1.2. Evolution avec l'âge des biomasses vivantes de l'arbre et du peuplement

La proportion de biomasse vivante de chaque organe ligneux diminue avec l'âge (Tableau IV.3).

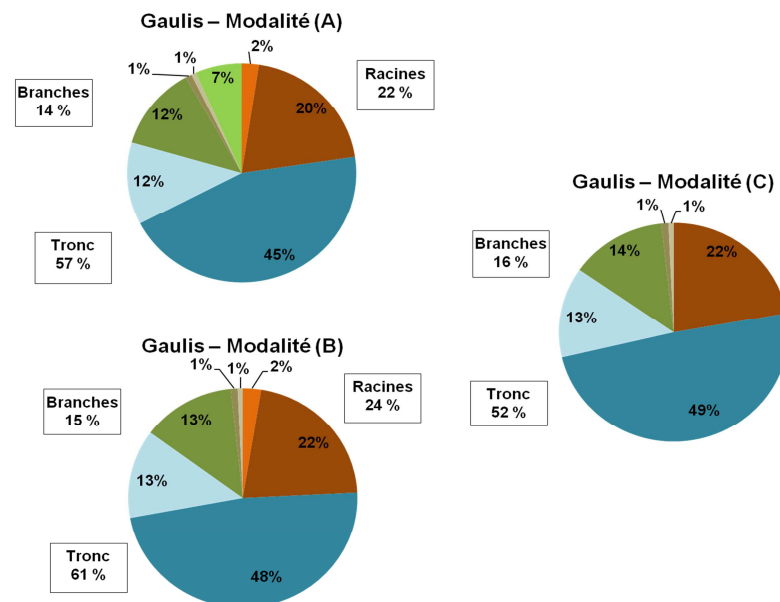
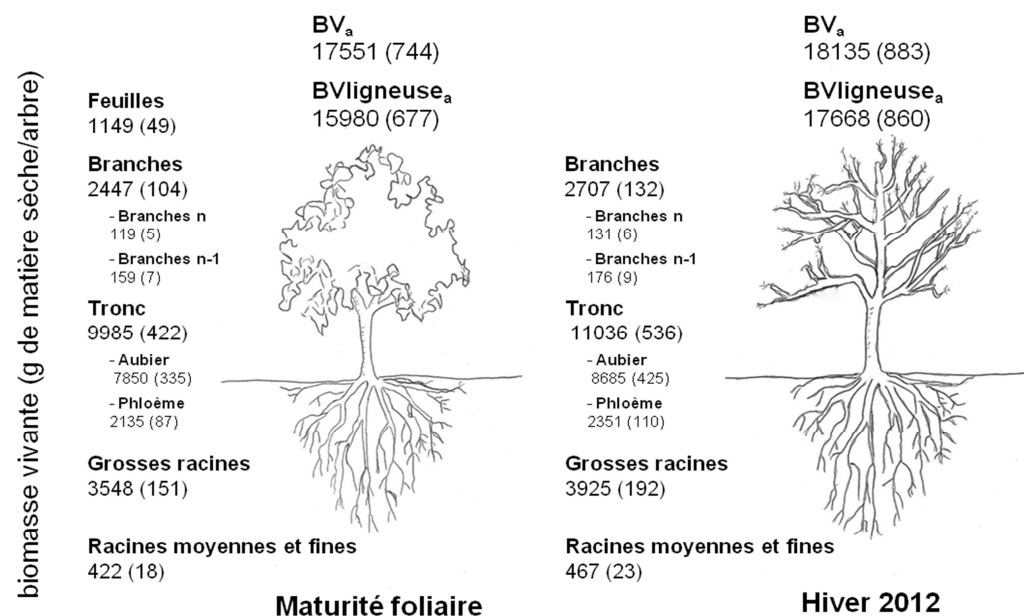
La biomasse vivante de l'arbre dominant (BV_a) augmente fortement avec l'âge (Figure IV.24). Cette augmentation est significative pour chaque organe, quelle que soit la date d'étude (Tableau IV.4). Par exemple, à la maturité foliaire, la BV_a des arbres du gaulis est en moyenne 25 fois plus grande que celle des arbres du fourré. Celle des arbres de la futaie est, quant à elle, 74 fois plus grande que celle des arbres du gaulis et 1848 fois plus grande que celle des arbres du fourré ($F = 1629$; $p < 0.0001$).

Comme à l'échelle de l'arbre, la biomasse vivante du peuplement (BV_p , exprimée par unité de surface de sol) augmente avec l'âge (Figure IV.25). L'augmentation de la BV_p avec l'âge est moins grande qu'à l'échelle de l'arbre dominant. En effet, à la maturité foliaire, la BV_p du gaulis est seulement 2 fois plus grande que celle du fourré. Celle de la futaie est, quant à elle, 3 fois plus grande que celle du fourré et 2 fois plus grande que celle du gaulis. Par ailleurs, en étudiant chaque organe séparément, une diminution de la biomasse foliaire du peuplement avec l'âge est observée à la maturité foliaire. Les biomasses des branches n et n-1 les plus faibles sont observées chez le gaulis aux deux dates (Figure IV.25).

(a) Fourré



(b) Gaulis



(c) Futaie

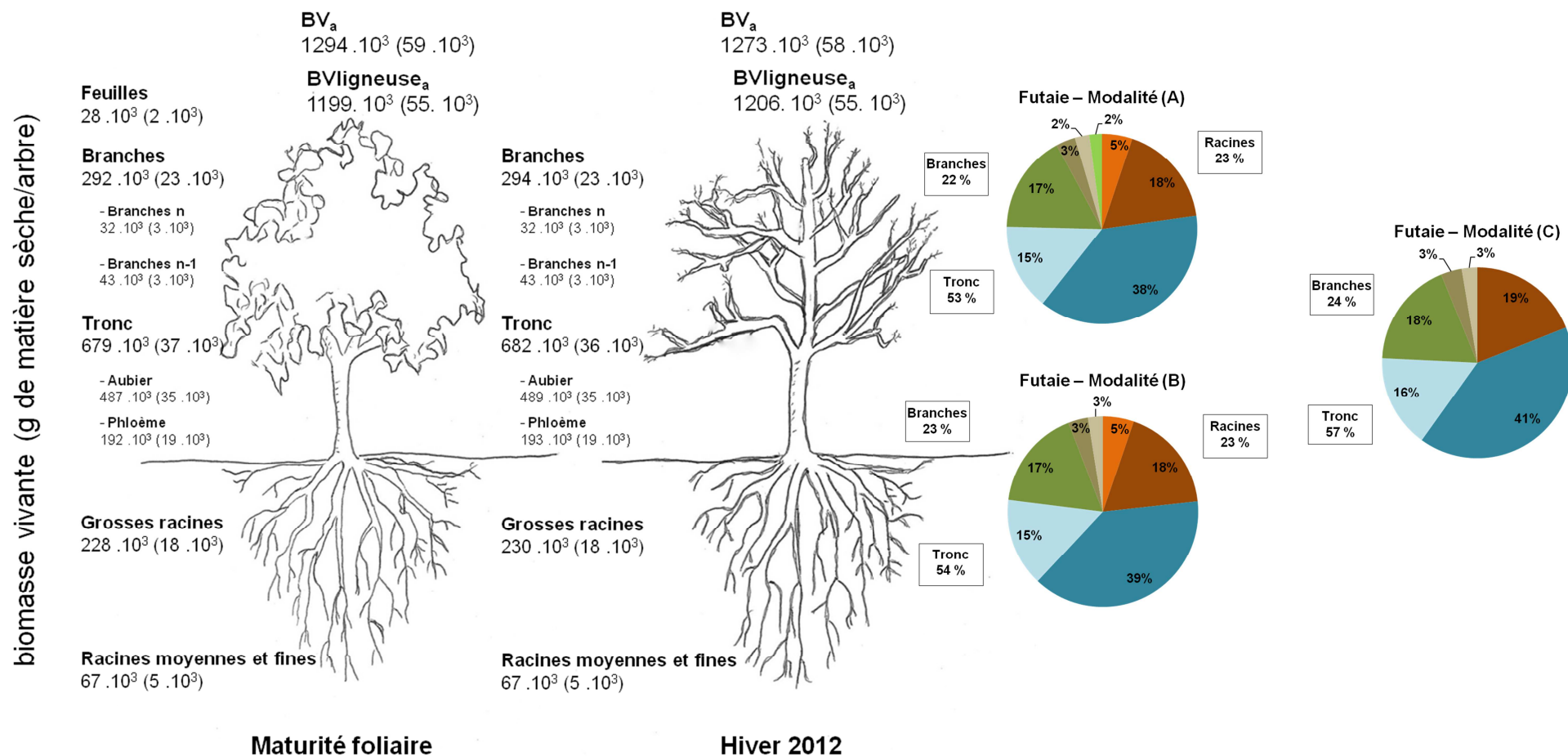
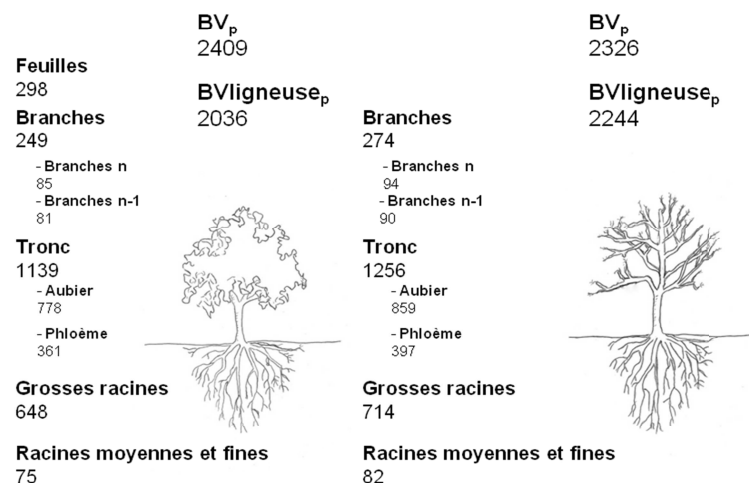


Figure IV.24. Biomasse vivante (BV_a), biomasse vivante ligneuse (BVligneuse_a) et biomasse vivante de chaque organe et répartition de la biomasse vivante entre les différents organes, exprimée en % de la biomasse vivante totale de l'arbre, pour les trois modalités d'étude, pour les arbres du fourré (a), du gaulis (b) et de la futaie mature (c) (n = 31 arbres pour le fourré et 6 arbres pour le gaulis et la futaie). Les valeurs entre parenthèses correspondent aux erreurs standards.

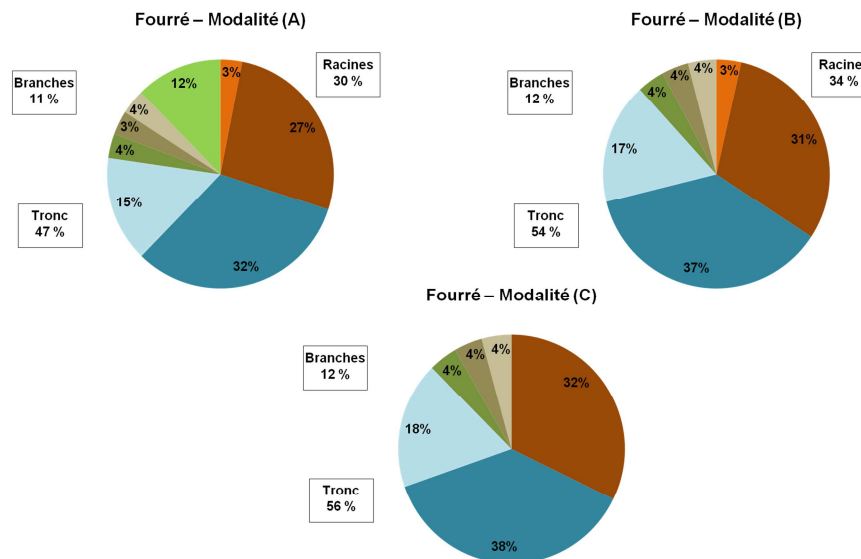
(a) Fourré

biomasse vivante (g de matière sèche/m²)



Maturité foliaire

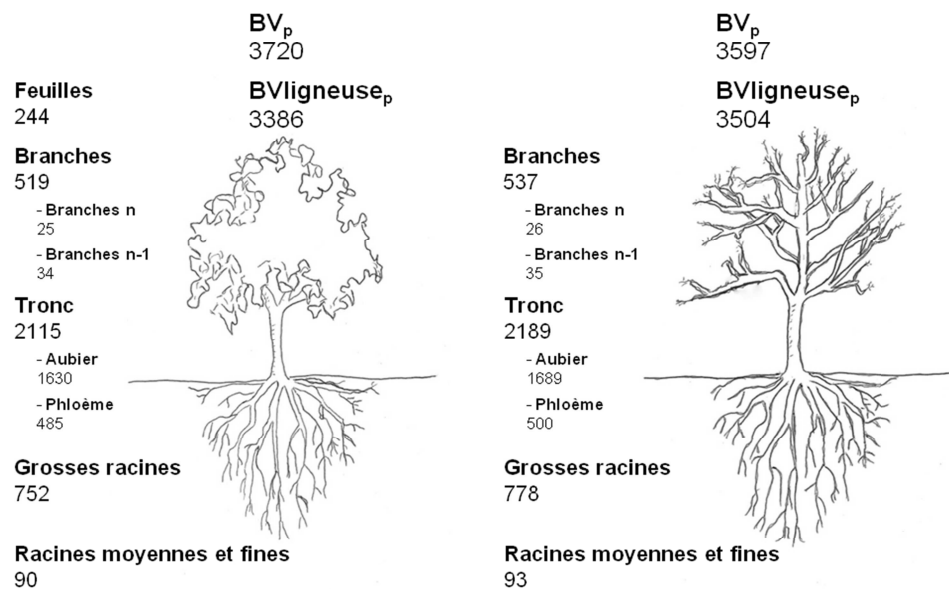
Hiver 2012



racines moyennes et fines
aubier tronc
branches + 2
branches n-1
feuilles

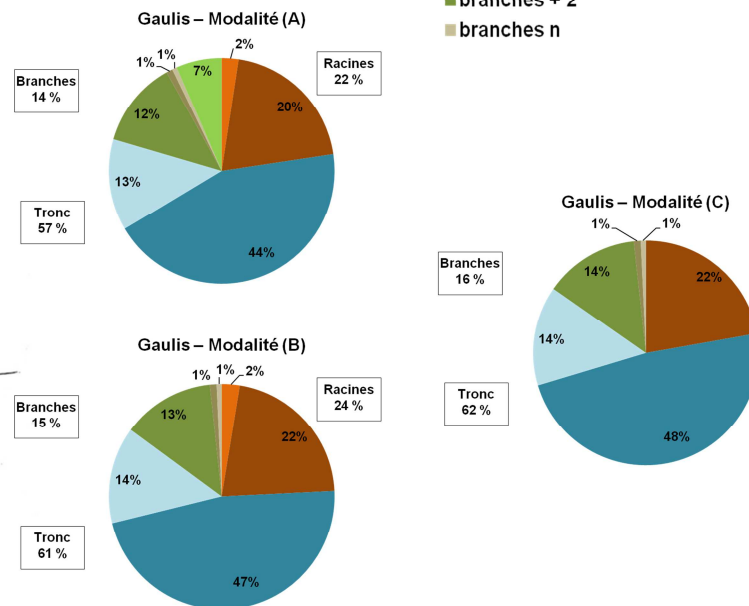
(b) Gaulis

biomasse vivante (g de matière sèche/m²)



Maturité foliaire

Hiver 2012



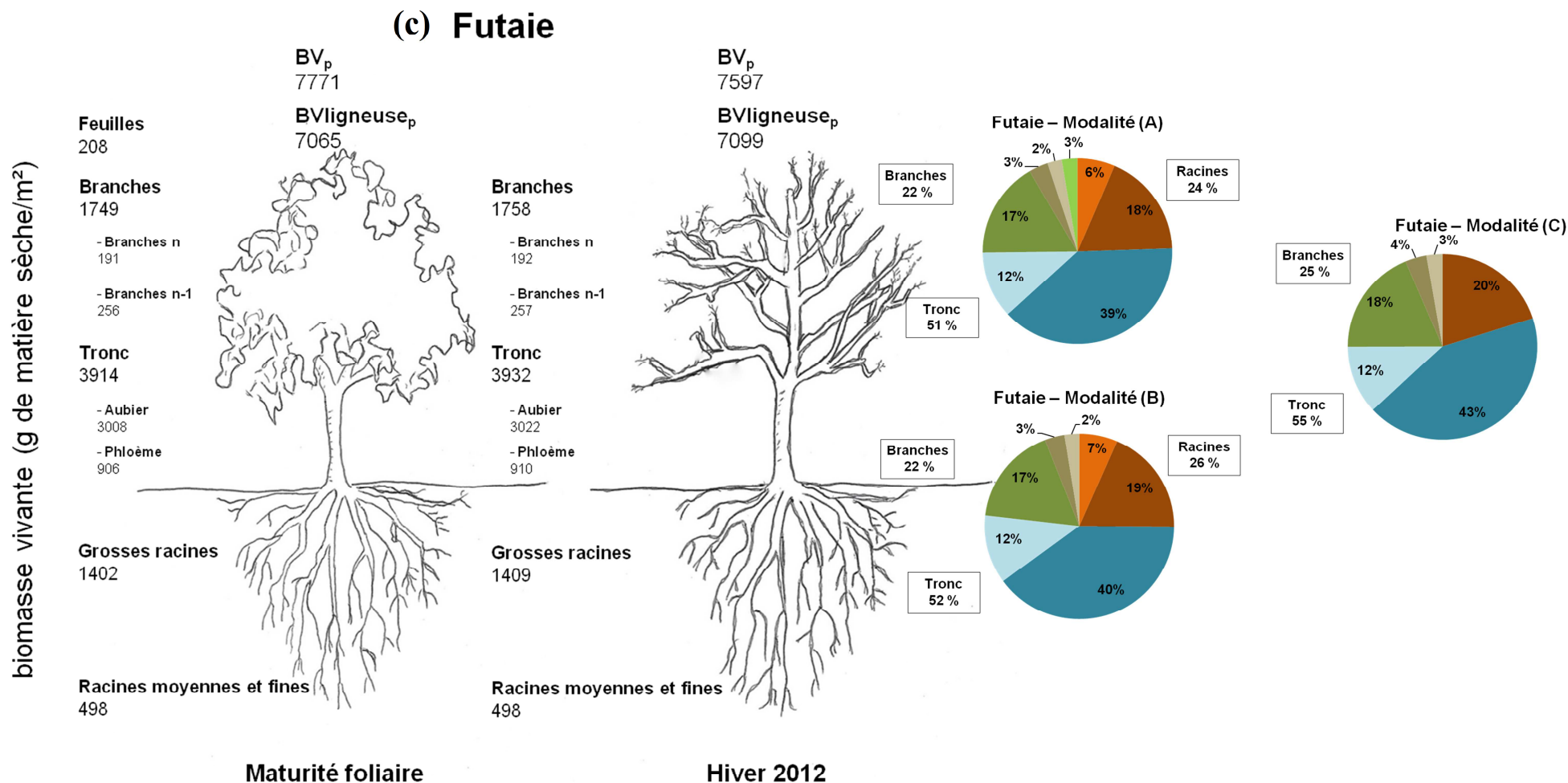


Figure IV.25. Biomasse vivante (BV_p), biomasse vivante ligneuse ($BV_{ligneuse_p}$) et biomasse vivante de chaque organe et répartition de la biomasse vivante entre les différents organes, exprimée en % de la biomasse vivante totale du peuplement, pour les trois modalités d'étude, pour le fourré (a), le gaulis (b) et la futaie mature (c).

Tableau IV.5. Répartition de la biomasse de l'arbre dominant (B_a) entre les différents organes pour les trois classes d'âge et pour les trois modalités d'étude (A : tous les organes, y compris les feuilles, à la maturité foliaire ; B : sans les feuilles ; C : organes ligneux uniquement). En absence d'effet significatif de la date d'étude, les données présentées pour les modalités (B) et (C) correspondent aux pourcentages moyens des deux dates d'étude (maturité foliaire et hiver 2012).

	Fourré	Gaulis	Futaie
Modalité (A : tous les organes)			
Feuilles	12.4 %	5.9 %	0.7 %
Branches	10.3 %	13.9 %	18.5 %
Tronc	47.3 %	58.0 %	64.6 %
Grosses racines	26.9 %	20.0 %	14.5 %
Racines moyennes et fines	3.1 %	2.2 %	1.7 %
Modalité (B : sans les feuilles)			
Branches	11.8 %	14.7 %	18.6 %
Tronc	54.0 %	61.6 %	65.1 %
Grosses racines	30.7 %	21.4 %	14.6 %
Racines moyennes et fines	3.5 %	2.3 %	1.7 %
Modalité (C : organes ligneux)			
Branches	12.2 %	15.0 %	18.9 %
Tronc	56.0 %	63.1 %	66.2 %
Grosses racines	31.8 %	21.9 %	14.9 %

3.1.2. Effet de l'âge sur la répartition des biomasses entre les différents organes de l'arbre, à l'échelle de l'arbre dominant et à l'échelle du peuplement

3.1.2.1. Répartition de la biomasse (vivante + morte) de l'arbre et du peuplement entre les différents organes

Les trois modalités d'étude de la répartition de la biomasse de l'arbre (B_a) et du peuplement (B_p) entre les différents organes ont été utilisées, à savoir : i) la modalité (A), considérant tous les organes, y compris les feuilles, à la maturité foliaire ; ii) la modalité (B) qui exclue les feuilles et qui est calculée pour les deux dates d'étude ; iii) la modalité (C) qui ne considère que les biomasses ligneuses (branches, tronc et grosses racines) pour les deux dates d'étude (cf. partie IV.2.5).

A l'échelle de l'arbre dominant, pour les modalités (B : sans feuilles) et (C : organes ligneux uniquement), il n'y a pas d'effet de la date d'étude sur la proportion de chaque organe au sein de la B_a pour les trois classes d'âge (données non présentées). Un effet de l'âge sur la proportion de chaque organe et un effet du compartiment pour chaque classe d'âge sont observés pour les trois modalités (Tableau IV.5).

Le Tableau IV.5 présente la distribution de la B_a entre les différents organes pour les trois modalités. Les résultats sont tous décrits ci-dessous pour la modalité (A : tous les organes à la maturité foliaire), car les tendances liées à l'âge et au compartiment restent les mêmes lorsque l'on exclue les feuilles et les racines moyennes et fines (modalités (B) et (C)).

L'étude de la distribution de la B_a avec la modalité (A) montre que la biomasse du tronc présente significativement la plus grande part de la B_a , quel que soit l'âge. Les proportions de biomasse de tronc et de biomasse de branches au sein de la B_a augmentent avec l'âge, tandis que celles de grosses racines, de racines moyennes et fines et de feuilles diminuent.

La biomasse des grosses racines est la deuxième plus grosse biomasse de l'arbre après la biomasse du tronc pour les arbres du fourré et du gaulis, alors qu'il s'agit de la biomasse des branches pour les arbres de la futaie.

A l'échelle du peuplement, les mêmes tendances sont observées (Tableau IV.6).

Tableau IV.6. Répartition de la biomasse du peuplement (B_p) entre les différents organes pour les trois classes d'âge et pour les trois modalités d'étude (A : tous les organes, y compris les feuilles, à la maturité foliaire ; B : sans les feuilles ; C : organes ligneux uniquement). En absence d'effet de la date d'étude, les données présentées pour les modalités (B) et (C) correspondent aux pourcentages moyens des deux dates d'étude (maturité foliaire et hiver 2012).

	Fourré	Gaulis	Futaie
Modalité (A : tous les organes)			
Feuilles	12.4 %	5.9 %	0.8 %
Branches	10.3 %	13.9 %	17.9 %
Tronc	47.3 %	58.0 %	64.7 %
Grosses racines	26.9 %	20.0 %	14.5 %
Racines moyennes et fines	3.1 %	2.2 %	2.1 %
Modalité (B : sans les feuilles)			
Branches	11.8 %	14.7 %	18.1 %
Tronc	54.0 %	61.6 %	65.3 %
Grosses racines	30.7 %	21.4 %	14.6 %
Racines moyennes et fines	3.5 %	2.3 %	2.0 %
Modalité (C : organes ligneux)			
Branches	12.2 %	15.0 %	18.4 %
Tronc	56.0 %	63.1 %	66.7 %
Grosses racines	31.8 %	21.9 %	14.9 %

3.1.2.2. Répartition de la biomasse vivante de l'arbre et du peuplement entre les différents organes

Comme précédemment, trois modalités d'étude de la répartition de la biomasse vivante de l'arbre (BV_a) et du peuplement (BV_p) entre les différents organes ont été utilisées (modalité (A : feuilles incluses à la maturité foliaire), modalité (B : sans les feuilles aux deux dates) et modalité (C : organes ligneux uniquement aux deux dates)).

A l'échelle de l'arbre dominant, pour les modalités (B) et (C), il n'y a pas d'effet de la date d'étude sur la proportion de biomasse vivante de chaque organe, quelle que soit la classe d'âge. Pour chaque modalité, il existe un effet de l'âge sur la proportion de chaque organe et un effet du compartiment pour chaque classe (Figure IV.26).

Les résultats sont tous décrits pour la modalité (A), car les tendances liées à l'âge et au compartiment restent les mêmes lorsque l'on exclut les feuilles et les racines moyennes et fines (modalités (B) et (C)).

En étudiant la répartition de la BV_a avec la modalité (A), nous observons que la biomasse vivante du tronc (et plus particulièrement la biomasse de l'aubier du tronc) présente la plus grande part de la biomasse vivante de l'arbre, quel que soit l'âge (Figure IV.24). La biomasse vivante des grosses racines est la deuxième biomasse vivante la plus importante après l'aubier du tronc chez les arbres du fourré et du gaulis, tandis qu'il s'agit de la biomasse vivante des branches chez les arbres de la futaie (Figure IV.24).

En comparant les trois classes d'âge, la proportion de biomasse vivante de tronc est plus importante chez le gaulis que chez les autres classes (Figure IV.24). La proportion de la biomasse vivante de branches au sein de la BV_a augmente avec l'âge alors que celles de la biomasse vivante de grosses racines et de la biomasse de feuilles diminuent (Figure IV.24). Lorsque les proportions sont estimées sur la base des biomasses vivantes et non plus sur la base des biomasses totales (vivante + duramen), alors la proportion de biomasse de racines moyennes et fines la plus grande est observée chez les arbres de la futaie (Figure IV.24).

A l'échelle du peuplement, les mêmes tendances qu'à l'échelle de l'arbre sont observées (Figure IV.25).

3.1.3. Evolution de la biomasse vivante ligneuse de l'arbre et du peuplement entre la maturité foliaire et l'hiver 2012

Il y a un accroissement de la biomasse vivante ligneuse de l'arbre dominant ($BVlignouse_a$) entre la maturité foliaire et l'hiver 2012 pour toutes les classes d'âge.

La croissance absolue de la $BVlignouse_a$ ($BVlignouse_a$ hiver – $BVlignouse_a$ maturité foliaire) entre les deux dates augmente significativement avec l'âge ($F = 159, p < 0.0001$) : elle est en moyenne de 66.6, 1688 et 5803 g de MS/arbre respectivement pour le fourré, le gaulis et la futaie. La croissance relative à la surface foliaire ($(BVlignouse_a$ hiver – $BVlignouse_a$ maturité foliaire) / surface foliaire) est significativement la plus faible pour les arbres de la futaie ($F = 4.09, p = 0.025$), alors que les arbres du fourré et du gaulis ne présentent pas de valeurs significativement différentes ($F = 1.77, p = 0.193$) : elle est en moyenne de 52.0, 86.8 et 16.8 g de MS/m² de feuilles respectivement pour le fourré, le gaulis et la futaie.

Comme à l'échelle de l'arbre, la biomasse vivante ligneuse du peuplement ($BVlignouse_p$) augmente entre les deux dates pour toutes les classes d'âge. Néanmoins, cette augmentation est d'autant plus faible que le peuplement est âgé. En effet la croissance absolue de la $BVlignouse_p$ du peuplement est respectivement de 208, 119 et 33.6 g de MS/m² pour le fourré, le gaulis et la futaie. La même tendance est observée pour la croissance relative à la surface foliaire : le fourré présente une croissance de 86.1 g de MS/m² de feuilles, le gaulis une croissance de 29.8 g de MS/m² de feuilles et la futaie une croissance de 11.4 g de MS/m² de feuilles.

Dans cette partie, nous montrons que les biomasses totale et vivante de l'arbre dominant et du peuplement augmentent avec l'âge. En revanche, en considérant séparément les organes, nous montrons que la biomasse des feuilles du peuplement diminue avec l'âge. L'effet de l'âge sur ces quantités est cependant moins important à l'échelle du peuplement qu'à l'échelle de l'arbre dominant.

Lorsque les proportions de biomasse sont établies sur la base des biomasses totales (vivante + duramen), le tronc est l'organe présentant la biomasse la plus importante, quels que soient l'âge et l'échelle d'étude considérés. Il existe toutefois un schéma de répartition distinct entre les âges : les grosses racines présentent la deuxième plus importante biomasse chez les arbres du fourré et du gaulis, alors qu'il s'agit des branches chez les arbres de la futaie. Une diminution de la proportion de grosses racines et des racines moyennes et fines avec l'âge est observée, tandis que la proportion de branches augmente avec l'âge. Nous observons par ailleurs que la

proportion de feuilles diminue avec l'âge. Ce schéma d'évolution de la répartition de la biomasse avec l'âge n'est pas modifié lorsque l'on passe à l'échelle du peuplement.

Lorsque les proportions sont estimées sur la base des biomasses vivantes seules, les tendances liées à l'âge ne diffèrent pas de précédemment pour les organes ligneux et les feuilles. En revanche, nous mettons en évidence que, lorsque l'on ne considère que la biomasse vivante, la proportion de racines moyennes et fines au sein de la biomasse vivante augmente avec l'âge.

Enfin, nous mettons en évidence que la croissance absolue de la biomasse vivante ligneuse de l'arbre et du peuplement entre la maturité foliaire et l'hiver 2012 augmente avec l'âge. La croissance relative par unité de surface foliaire la plus faible est observée chez les arbres de la futaie. A l'échelle du peuplement, la croissance relative à la surface foliaire diminue fortement avec l'âge.

Tableau IV.7. Quantités moyennes de TNC et TNNC (en g/arbre) au sein de la biomasse vivante des différents organes de l'arbre dominant pour les trois classes d'âge et aux deux dates d'étude. Les nombres entre parenthèses correspondent aux erreurs standards.

	TNC						TNNC					
	Fourré		Gaulis		Futaie		Fourré		Gaulis		Futaie	
	Maturité foliaire	Hiver 2012	Maturité foliaire	Hiver 2012	Maturité foliaire	Hiver 2012	Maturité foliaire	Hiver 2012	Maturité foliaire	Hiver 2012	Maturité foliaire	Hiver 2012
Feuilles	5.56 (0.57)		69.1 (4.89)		1588 (146)		1.41 (0.14)		24.9 (1.90)		674 (49.3)	
Total ligneux	36.6 (3.77)	52.1 (5.37)	942 (47.7)	1226 (80.9)	93752 (8589)	87554 (9982)	4.42 (0.46)	7.81 (0.80)	130 (11.2)	137 (10.2)	13716 (1219)	15318 (1242)
Total ligneux aérien	24.8 (2.54)	35.0 (3.60)	752 (40.2)	952 (59.9)	72675 (4225)	67267 (5390)	3.11 (0.32)	5.49 (0.56)	105 (9.07)	111 (8.91)	10830 (709)	11278 (959)
Branches	4.54 (0.47)	7.05 (0.73)	130 (11.0)	201 (13.2)	23021 (2410)	21229 (2030)	0.72 (0.07)	1.90 (0.20)	27.4 (2.73)	36.7 (2.80)	3753 (97.8)	5197 (673)
- Branches n	1.85 (0.19)	2.19 (0.23)	10.2 (0.44)	10.6 (1.10)	2916 (402)	2472 (279)	0.30 (0.03)	0.70 (0.07)	1.95 (0.18)	2.54 (0.25)	740 (174)	831 (151)
- Branches n-1	1.27 (0.13)	2.35 (0.24)	7.85 (1.03)	13.6 (1.03)	3232 (353)	3278 (398)	0.21 (0.02)	0.70 (0.07)	2.29 (0.30)	3.36 (0.21)	666 (20.8)	1045 (144)
Aubier tronc	14.3 (1.45)	20.4 (2.03)	478 (33.7)	606 (47.3)	38115 (2169)	31055 (2559)	1.57 (0.16)	2.77 (0.28)	61.1 (6.69)	56.5 (4.20)	4980 (531)	4239 (594)
Phloème tronc	5.96 (0.63)	7.57 (0.86)	144 (9.92)	145 (8.35)	11539 (1726)	14984 (2325)	0.82 (0.09)	0.82 (0.09)	16.7 (0.93)	19.2 (1.43)	1764 (182)	1577 (148)
Total racinaire	13.0 (1.33)	19.4 (2.01)	201 (11.1)	286 (20.9)	23564 (3234)	23067 (2185)	1.60 (0.17)	2.82 (0.29)	30.4 (2.40)	33.8 (2.52)	4399 (431)	5755 (497)
Grosses racines	11.9 (1.23)	17.1 (1.76)	190 (11.0)	274 (21.3)	21078 (3039)	20287 (1912)	1.31 (0.14)	2.32 (0.24)	24.4 (2.36)	25.5 (1.90)	2886 (380)	4040 (223)
Racines moyennes et fines	1.06 (0.11)	2.37 (0.21)	11.0 (1.40)	12.0 (2.75)	2486 (448)	2780 (443)	0.29 (0.03)	0.50 (0.05)	6.01 (0.58)	8.32 (0.88)	1513 (399)	1635 (361)

3.2. Quantification des composés carbonés et azotés au sein de la biomasse vivante, à l'échelle de l'arbre dominant et du peuplement

3.2.1. Effet de l'âge sur les quantités de composés carbonés et azotés de l'arbre et du peuplement

Les composés carbonés

A l'échelle de l'arbre dominant, quel que soit l'organe considéré, la quantité de TNC au sein de la biomasse vivante (BV_a) augmente significativement avec l'âge pour les deux dates d'étude (Tableau IV.7). En distinguant les sucres solubles et l'amidon, le même schéma est observé (Figure IV.26). A la maturité foliaire, les arbres du gaulis ont en moyenne 24 fois plus de TNC au sein de leur BV_a que les arbres du fourré. Quant aux arbres de la futaie, ils présentent une quantité moyenne de TNC 96 fois supérieure à celle des arbres du gaulis et 2262 fois supérieure à celle des arbres du fourré ($F = 669, p < 0.0001$). En hiver, les arbres du gaulis ont en moyenne 23 fois plus de TNC au sein de leur BV_a que les arbres du fourré. Quant aux arbres de la futaie, ils présentent une quantité moyenne de TNC 73 fois supérieure à celle des arbres du gaulis et 1659 fois supérieure à celle des arbres du fourré ($F = 552, p < 0.0001$).

A l'échelle du peuplement, la quantité de TNC au sein de la biomasse vivante (BV_p) augmente également avec l'âge (Tableau IV.8). Cet effet est toutefois moins marqué qu'à l'échelle de l'arbre. En effet, à la maturité foliaire, le gaulis a 1 fois plus de TNC au sein de sa BV_p que le fourré, alors que la futaie en a 3 fois plus que le gaulis et 4 fois plus que le fourré. Toutefois, cette augmentation avec l'âge n'est pas visible pour tous les organes et les types de composés et est dépendante de la date d'étude. En effet, le gaulis présente la quantité d'amidon au sein de la biomasse vivante de grosses racines la plus faible à la maturité foliaire, alors que la quantité d'amidon de ce compartiment augmente avec l'âge en hiver. A l'inverse, la quantité de sucres solubles des grosses racines augmente avec l'âge à la maturité foliaire, alors que le gaulis présente la quantité la plus faible en hiver 2012 (Figures IV.27). Une diminution de la quantité de TNC de la biomasse foliaire avec l'âge est également observée (Tableau IV.8).

Tableau IV.8. Quantités moyennes de TNC et TNNC (en g/m²) au sein de la biomasse vivante des différents organes du peuplement pour les 3 classes d'âge et aux deux dates d'étude.

	TNC						TNNC					
	Fourré		Gaulis		Futaie		Fourré		Gaulis		Futaie	
	Maturité foliaire	Hiver 2012	Maturité foliaire	Hiver 2012	Maturité foliaire	Hiver 2012	Maturité foliaire	Hiver 2012	Maturité foliaire	Hiver 2012	Maturité foliaire	Hiver 2012
Feuilles	19.1		15.1		11.1		4.84		5.36		5.04	
Total ligneux	126	177	188	245	612	573	11.4	20.8	26.2	27.4	92.7	100
Total ligneux aérien	85.1	119	148	190	494	453	6.87	12.9	21.0	22.4	74.3	74.9
Branches	15.6	23.0	27.3	40.0	137	127	2.47	6.45	5.85	7.27	26.3	32.7
- Branches n	4.90	8.50	2.17	2.11	17.2	14.7	0.71	1.81	0.42	0.52	4.31	5.14
- Branches n-1	6.37	7.47	1.63	2.70	19.3	19.6	1.02	2.37	0.49	0.66	4.77	6.19
Aubier tronc	49.2	70.0	87.4	119	309	258	0.95	5.47	11.3	11.0	39.7	33.6
Phloème tronc	20.3	25.5	33.2	31.0	48.0	69.0	3.45	0.93	3.86	4.09	8.33	8.61
Total racinaire	44.7	66.3	43.6	58.7	137	140	5.52	9.62	6.49	6.69	29.8	37.2
Grosses racines	41.0	58.2	40.3	54.7	118	120	4.52	7.92	5.19	5.05	18.4	25.1
Racines moyennes et fines	3.65	8.07	3.34	4.02	19.0	20.4	1.00	1.70	1.30	1.64	11.4	12.1

Les composés azotés

A l'échelle de l'arbre dominant, la quantité totale de TNNC au sein de la BV_a augmente significativement avec l'âge pour les deux dates d'étude (Tableau IV.7). Cette augmentation avec l'âge est observée pour tous les organes (Tableau IV.7). En distinguant les protéines solubles et les acides aminés, le même schéma est observé (Figure IV.26). A la maturité foliaire, les arbres du gaulis ont en moyenne 26 fois plus de TNNC au sein de leur BV_a que les arbres du fourré. Quant aux arbres de la futaie, ils présentent une quantité moyenne de TNNC 99 fois supérieure à celle des arbres du gaulis et 2598 fois supérieure à celle des arbres du fourré ($F = 1477, p < 0.0001$). En hiver, les arbres du gaulis ont en moyenne 18 fois plus de TNNC au sein de leur BV_a que les arbres du fourré. Quant aux arbres de la futaie, ils présentent une quantité moyenne de TNNC 116 fois supérieure à celle des arbres du gaulis et 2040 fois supérieure à celle des arbres du fourré ($F = 661, p < 0.0001$).

A l'échelle du peuplement, la quantité totale de TNNC de la biomasse vivante (BV_p) augmente également avec l'âge (Tableau IV.8). Cet effet est toutefois moins marqué qu'à l'échelle de l'arbre. En effet, à la maturité foliaire, le gaulis a 2 fois plus de TNNC que le fourré. La futaie a, quant à elle, 3 fois plus de TNNC au sein de sa BV_p que le gaulis, et 6 fois plus de TNNC que le fourré. En considérant chaque organe et chaque type de composé distinctement, nous observons que les quantités de protéines et d'acides aminés augmentent avec l'âge pour tous les organes, sauf pour les feuilles, où il n'y a pas de différences entre les trois classes d'âge (Figure IV.27).

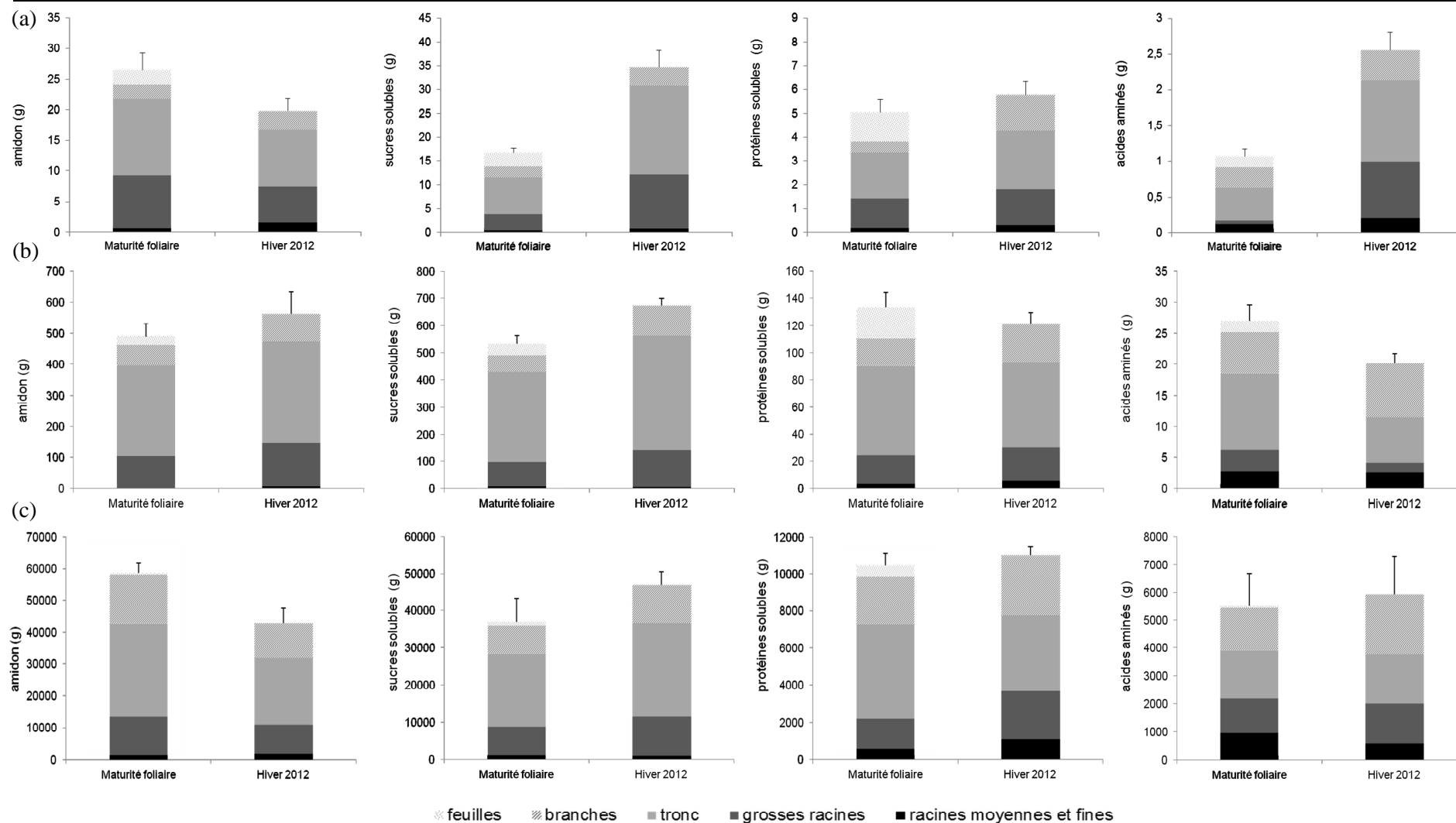


Figure IV.26. Quantités d'amidon, de sucres solubles, de protéines solubles et d'acides aminés des différents organes (feuilles, branches, tronc, grosses racines et racines moyennes et fines) de l'arbre dominant pour les arbres du fourré (a), du gaulis (b) et de la futaie (c), à la date de la maturité foliaire et de l'hiver 2012 (n = 31 arbres pour le fourré, n = 6 arbres pour le gaulis et n = 6 arbres pour la futaie). Les barres verticales représentent les erreurs standards pour les quantités totales.

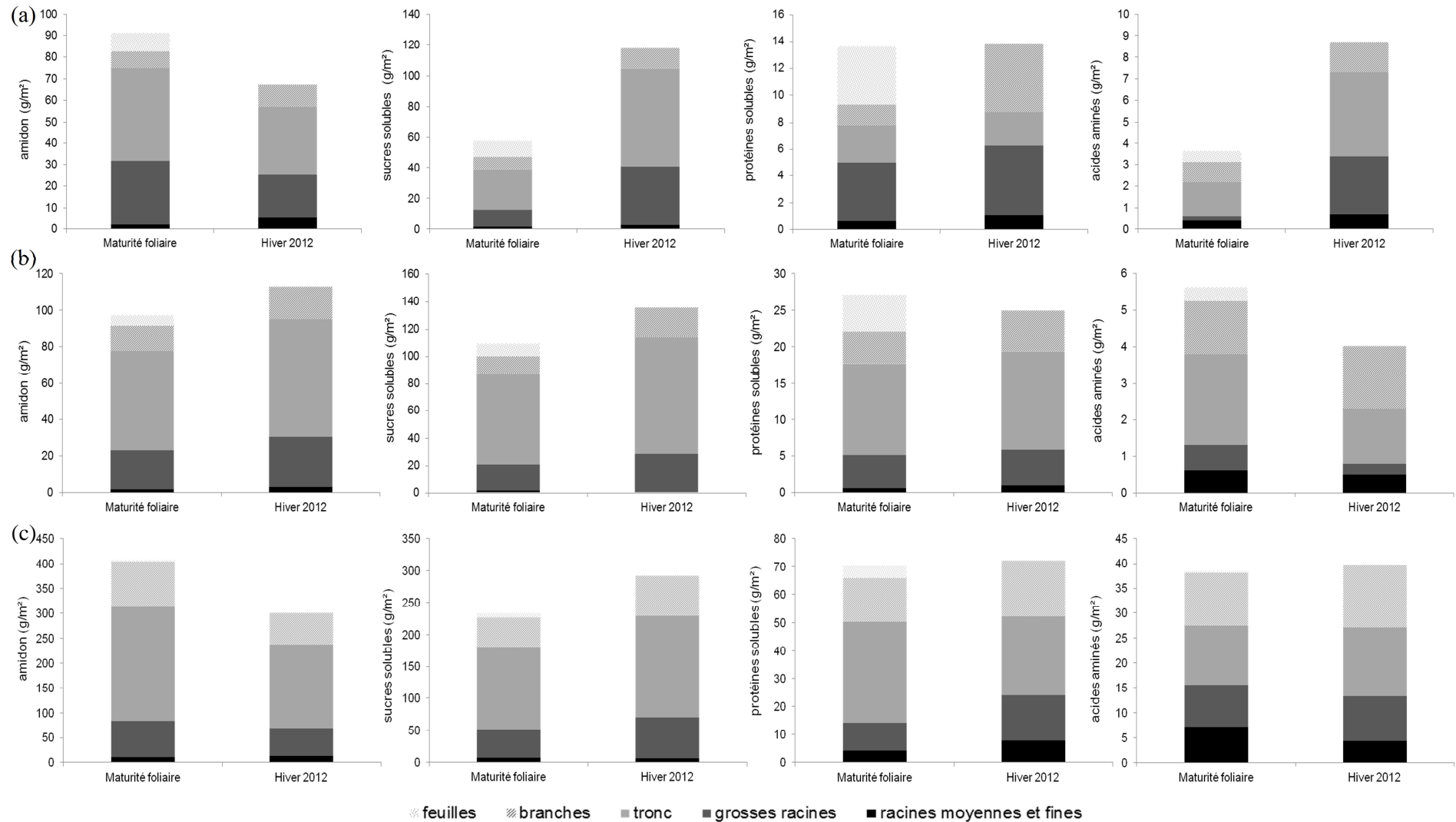


Figure IV.27. Quantités d'amidon, de sucres solubles, de protéines solubles et d'acides aminés des différents organes (feuilles, branches, tronc, grosses racines et racines moyennes et fines) pour le fourré (a), le gaulis (b) et la futaie (c), à la date de la maturité foliaire et de l'hiver 2012 (échelle peuplement).

Tableau IV.9. Analyses de variance de l'effet du compartiment sur la proportion de réserves au sein de la biomasse vivante pour les trois classes d'âge et les trois modalités d'étude.

	Fourré		Gaulis		Futaie	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
	Modalité (A)					
TNC	35703	< 0.0001	296	< 0.0001	31.3	< 0.0001
Amidon	72685	< 0.0001	207	< 0.0001	71.8	< 0.0001
Sucres solubles	15377	< 0.0001	281	< 0.0001	73.7	< 0.0001
TNNC	29801	< 0.0001	179	< 0.0001	70.2	< 0.0001
Protéines	62482	< 0.0001	124	< 0.0001	58.2	< 0.0001
Acides aminés	18176	< 0.0001	17.5	< 0.0001	5.45	0.002
	Modalité (B)					
TNC	14040	< 0.0001	689	< 0.0001	63.1	< 0.0001
Amidon	2514	< 0.0001	643	< 0.0001	151	< 0.0001
Sucres solubles	866	< 0.0001	700	< 0.0001	49.0	< 0.0001
TNNC	2508	< 0.0001	470	< 0.0001	46.0	< 0.0001
Protéines	1547	< 0.0001	470	< 0.0001	50.8	< 0.0001
Acides aminés	8349	< 0.0001	21.6	< 0.0001	9.7	< 0.0001
	Modalité (C)					
TNC	14504	< 0.0001	648	< 0.0001	56.5	< 0.0001
Amidon	4298	< 0.0001	615	< 0.0001	150	< 0.0001
Sucres solubles	775	< 0.0001	639	< 0.0001	40.3	< 0.0001
TNNC	10276	< 0.0001	503	< 0.0001	49.3	< 0.0001
Protéines solubles	1465	< 0.0001	495	< 0.0001	52.7	< 0.0001
Acides aminés	34.3	< 0.0001	22.8	< 0.0001	11.6	< 0.0001

3.2.2. Effet de l'âge sur la répartition des composés carbonés et azotés entre les différents organes, à l'échelle de l'arbre dominant et à l'échelle du peuplement

Comme pour les biomasses, trois modalités ont été utilisées pour étudier la répartition des composés carbonés et azotés dans la biomasse vivante, à savoir : i) la modalité (A), qui considère tous les organes, y compris les feuilles, à la maturité foliaire ; ii) la modalité (B) qui exclue les feuilles et qui est calculée pour les deux dates d'étude ; iii) la modalité (C) qui ne considère que les biomasses ligneuses pour les deux dates d'étude (cf. matériel et méthodes, partie IV.2.5).

Les effets de l'âge, de l'organe et de la date sont tous décrits pour la modalité (B), car la modalité (C) présente les mêmes tendances (Figures IV.28 à 35). La modalité (A) est utilisée pour étudier l'effet de l'âge sur la proportion de composé au sein de la biomasse de feuilles.

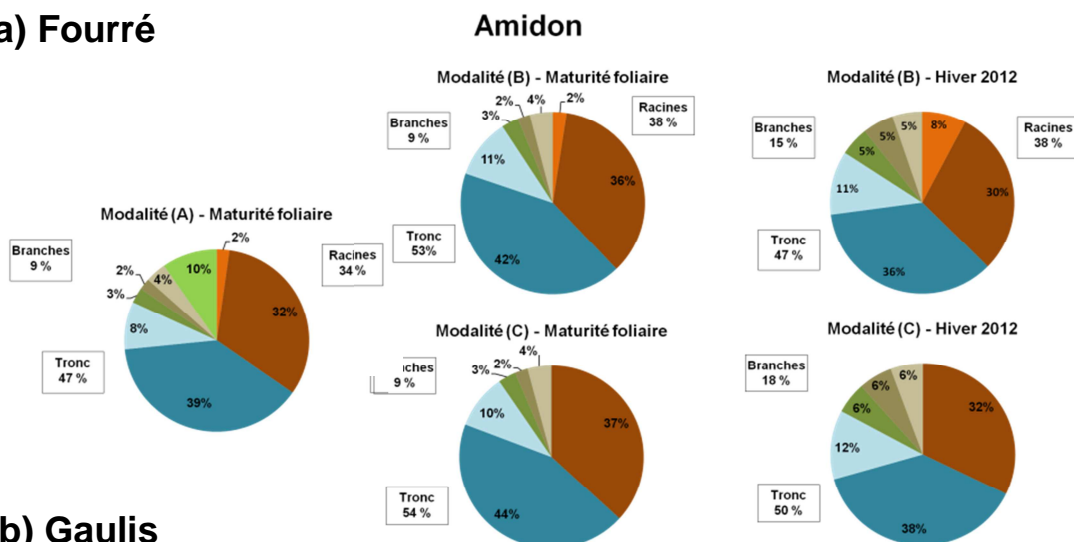
3.2.2.1. Les composés carbonés

- *Echelle de l'arbre dominant*

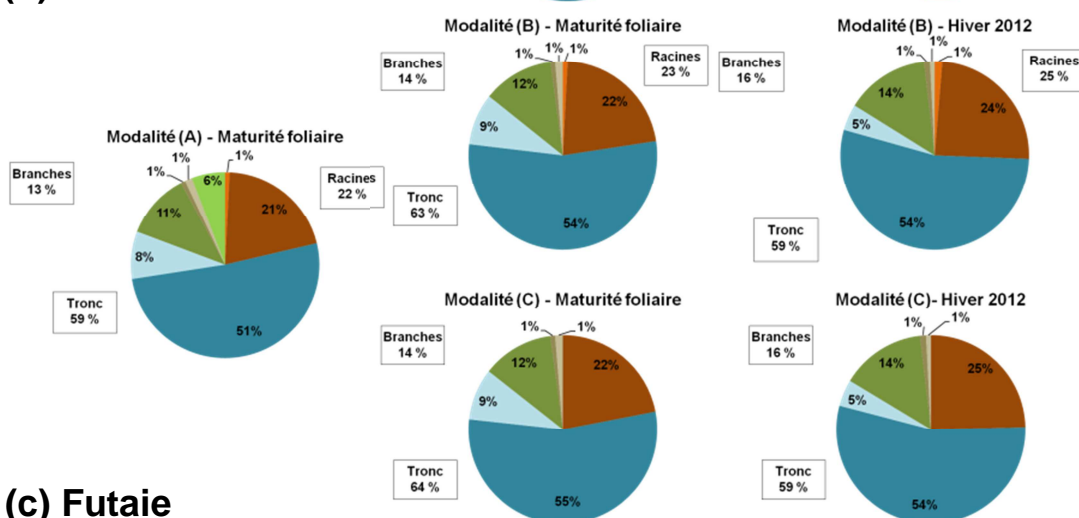
Il existe un effet significatif de l'organe sur la répartition des composés carbonés de réserve de la biomasse vivante de l'arbre pour chaque composé carboné et chaque classe d'âge (Tableau IV.9).

L'analyse de la répartition des composés carbonés entre les différents organes avec la modalité (B) montre que la biomasse vivante du tronc (principalement l'aubier) contient significativement la majorité des sucres solubles et de l'amidon de l'arbre dominant, quel que soit l'âge (52.5, 63.2 et 51.9 % des TNC de l'arbre respectivement pour le fourré, le gaulis et la futaie) (Figures IV.28 et 29, Tableau IV.9). Cette proportion de TNC dans le tronc est significativement plus importante chez les arbres du gaulis que chez les deux autres classes d'âge (Tableau IV.10). En considérant l'aubier et le phloème du tronc séparément, l'aubier contient une proportion plus importante d'amidon que de sucres solubles pour toutes les classes d'âge, alors que le phloème du tronc contient, quant à lui, plus de sucres solubles que d'amidon (Figures IV.28 et 29).

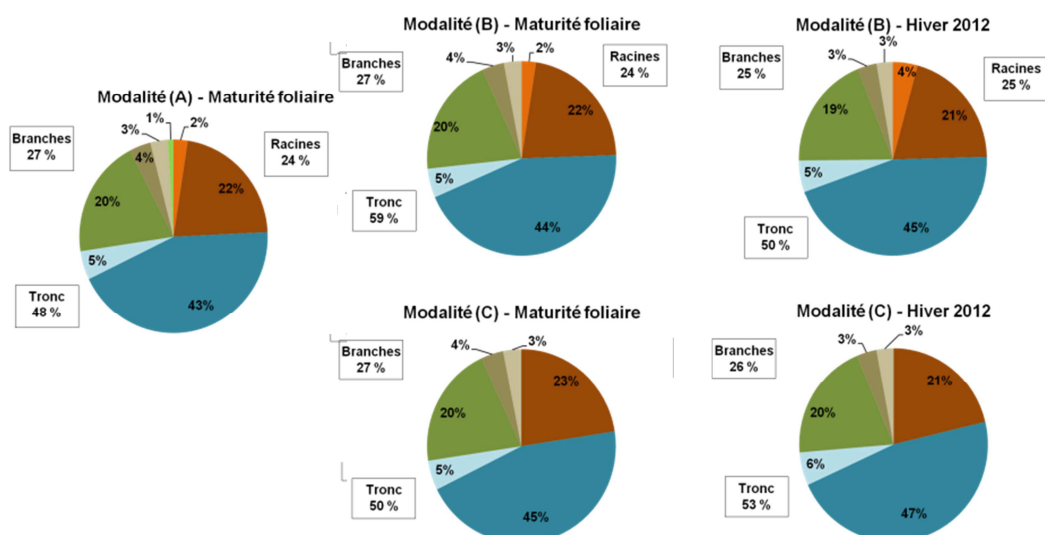
(a) Fourré



(b) Gaulis



(c) Futaie

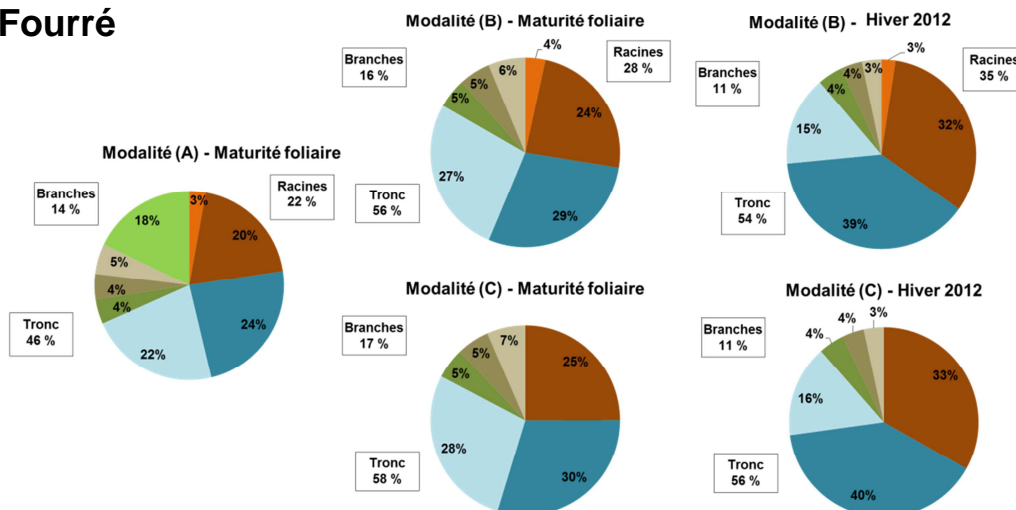


■ racines moyennes et fines ■ grosses racines ■ aubier tronc ■ phloème tronc ■ branches + 2 ■ branches n-1 ■ branches n ■ feuilles

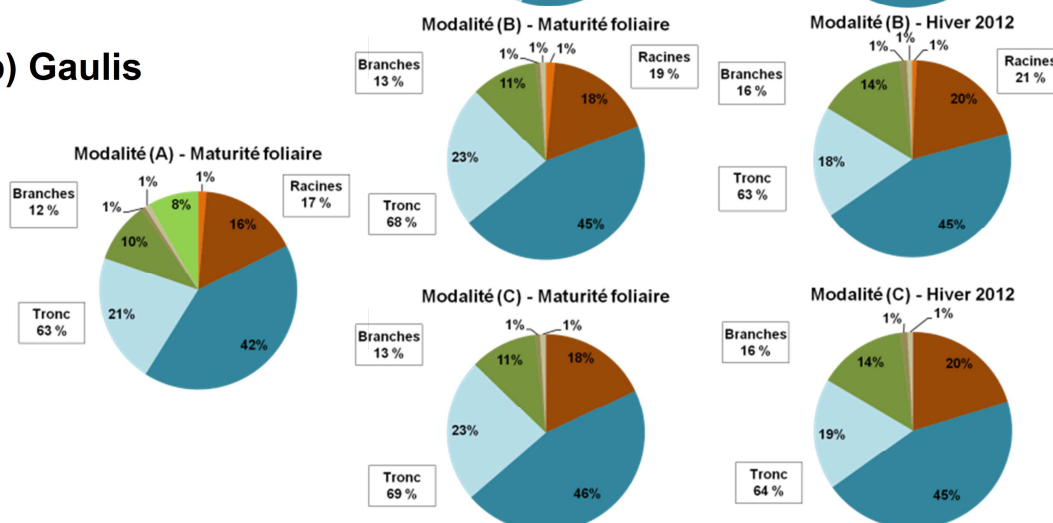
Figure IV.28. Répartition des quantités d'amidon au sein de la biomasse vivante de l'arbre dominant pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude (n = 31 arbres pour le fourré, n = 6 arbres pour le gaulis et n = 6 arbres pour la futaie).

Sucres solubles

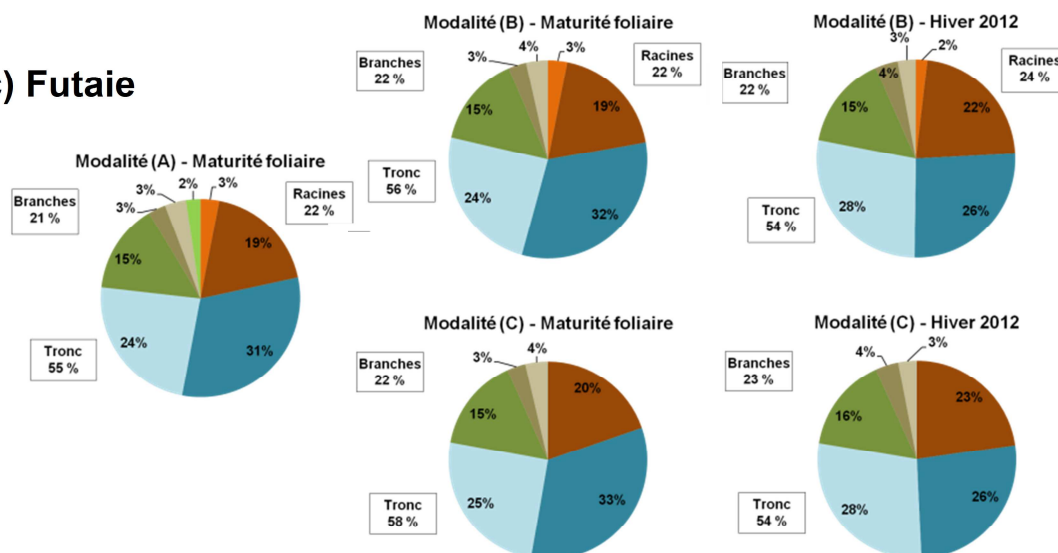
(a) Fourré



(b) Gaulis



(c) Futaie



■ racines moyennes et fines ■ grosses racines ■ aubier tronc ■ phloème tronc ■ branches + 2 ■ branches n-1 ■ branches n ■ feuilles

Figure IV.29. Répartition des quantités de sucres solubles au sein de la biomasse vivante de l'arbre dominant pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude (n = 31 arbres pour le fourré, n = 6 arbres pour le gaulis et n = 6 arbres pour la futaie).

Tableau IV.10. Analyses de variance de l'effet de la date d'échantillonnage, de la classe d'âge d'arbre et de l'interaction entre ces deux facteurs sur les contributions des quantités de composé carboné de chaque compartiment de l'arbre aux quantités de composés totales de l'arbre pour la modalité (B).

	TNC						Amidon						Sucres solubles					
	Classe		Date		Classe x Date		Classe		Date		Classe x Date		Classe		Date		Classe x Date	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>BVbranches</i>	401	<0.0001	17.1	<0.0001	7.20	0.001	261	<0.0001	20.0	<0.0001	29.0	<0.0001	115	<0.0001	0.80	0.369	69.6	<0.0001
<i>Bbranches n</i>	16.07	<0.0001	37.0	<0.0001	27.0	<0.0001	849	<0.0001	2.70	0.106	57.2	<0.0001	789	<0.0001	148	<0.0001	144	<0.0001
<i>Bbranches n-1</i>	1030	<0.0001	64.0	<0.0001	20.0	<0.0001	361	<0.0001	95.4	<0.0001	190	<0.0001	516	<0.0001	250	0.121	80.1	<0.0001
<i>Bbranches +2</i>	1559	<0.0001	28.0	<0.0001	14.0	<0.0001	750	<0.0001	8.5	0.005	5.70	0.005	728	<0.0001	11.9	0.001	26.4	<0.0001
<i>BVtronc</i>	160	<0.0001	177	<0.0001	2.8	0.065	91.2	<0.0001	8.27	0.005	11.4	<0.0001	190	<0.0001	23.1	<0.0001	6.50	0.003
- <i>Aubier</i>	73.3	<0.0001	6.71	0.012	3.32	0.042	106	<0.0001	5.6	0.020	10.8	<0.0001	67.6	<0.0001	1.15	0.287	29.3	<0.0001
- <i>Phloème</i>	1.88	0.160	1.89	0.173	8.83	<0.0001	42.1	<0.0001	1.32	0.254	12.4	<0.0001	15.1	<0.0001	30.7	<0.0001	38.1	<0.0001
<i>BVracines</i>	518	<0.0001	19.0	<0.0001	1.10	<0.0001	334	<0.0001	1.30	0.259	4.50	0.014	641	<0.0001	112	<0.0001	46.9	<0.0001
<i>BVGR</i>	429	<0.0001	10.3	0.002	6.20	0.003	237	<0.0001	9.40	0.003	27.9	<0.0001	419	<0.0001	159	<0.0001	42.3	<0.0001
<i>BRFM</i>	221	<0.0001	29.1	<0.0001	27.7	<0.0001	302	<0.0001	248	<0.0001	129	<0.0001	115	<0.0001	71.7	<0.0001	1.30	0.288

La biomasse vivante des grosses racines est significativement le second organe de stockage des composés carbonés de l'arbre chez le fourré et le gaulis (Figures IV. 28 et 29, Tableau IV.9). Néanmoins, la proportion de TNC contenus dans cet organe diminue significativement entre les arbres du fourré et les arbres du gaulis (en moyenne 31.5 % et 21.0 % des TNC de l'arbre respectivement pour le fourré et le gaulis) (Tableau IV.10). Cette proportion est significativement la même entre les arbres du gaulis et de la futaie (respectivement 21.0 et 20.7 % des TNC) (Tableau IV.10). Cette tendance est également observée pour les sucres solubles (Figure IV.29). En revanche, la proportion d'amidon contenu dans la biomasse vivante de grosses racines diminue significativement entre les arbres du fourré et les arbres du gaulis, et la futaie présente significativement la proportion la plus faible (Tableau IV.10, Figure IV.28).

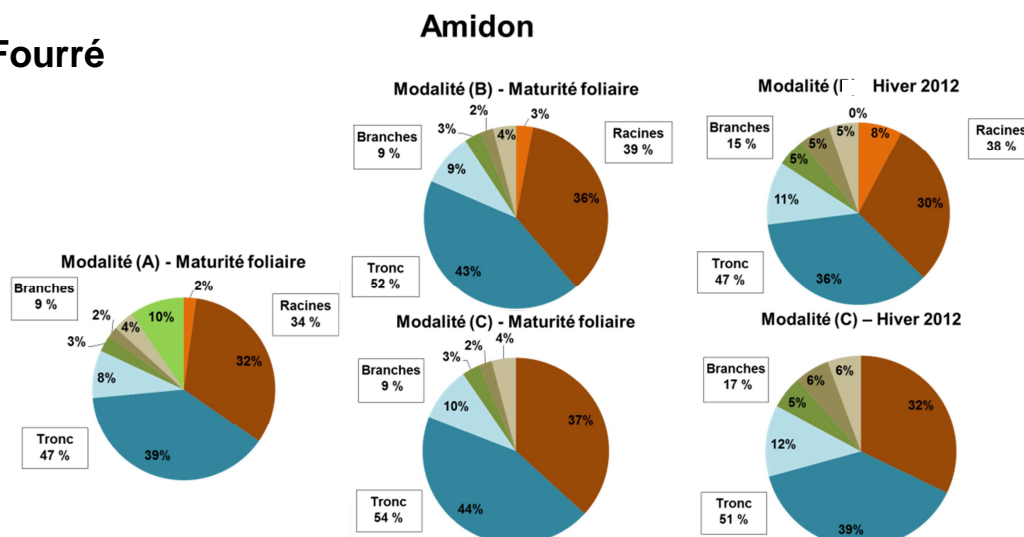
La biomasse vivante des branches est significativement le troisième compartiment de stockage des réserves carbonées chez les arbres du fourré et du gaulis (respectivement 12.5 et 14.7 % des TNC de l'arbre) (Tableau IV.9, Figures IV.28 et 29). La proportion de TNC dans les branches est significativement plus importante chez les arbres de la futaie que chez les autres classes d'âge (24.4 % des TNC de l'arbre) (Figures IV.28 et 29, Tableau IV.10). Toutefois, chez les arbres de la futaie, les proportions d'amidon et de sucres solubles des branches sont aussi importantes que celles des grosses racines ($F = 4.36$, $p = 0.051$) (Figures IV.28 et 29).

Enfin, lorsque l'effet de l'âge sur la répartition des composés carbonés est étudiée avec la modalité (A), nous observons que la proportion de TNC retrouvés dans la biomasse des feuilles diminue significativement avec l'âge, quel que soit le composé (Figures IV.28 et 29, $F = 3998$, $p < 0.0001$).

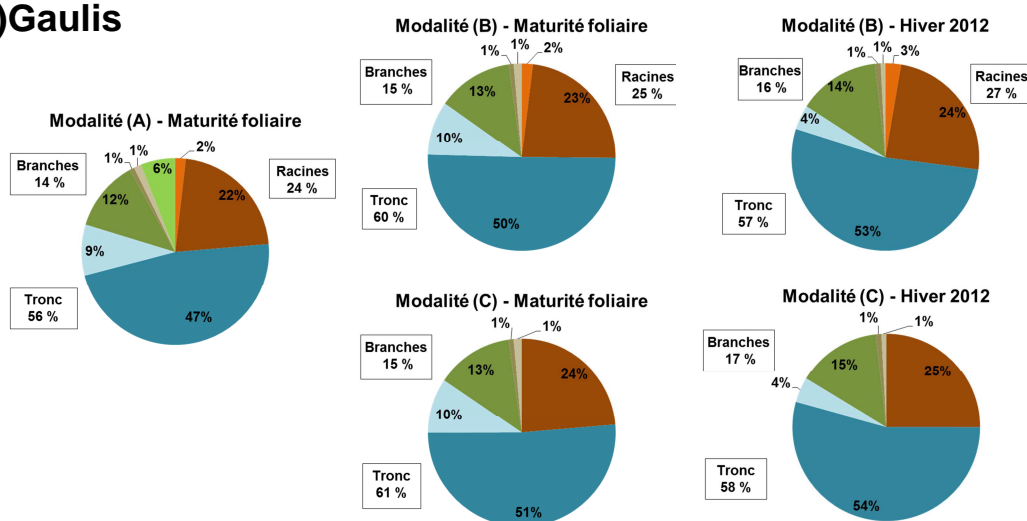
- Echelle du peuplement

A l'échelle du peuplement, comme à l'échelle de l'arbre, le tronc contient la plus grande proportion des TNC (amidon et sucres solubles) chez les trois peuplements. Contrairement à l'échelle de l'arbre, la futaie se rapproche de la valeur du gaulis (52.5, 61.6, 60.1 % des TNC respectivement pour le fourré, le gaulis et la futaie) (Figures IV.30 et 31).

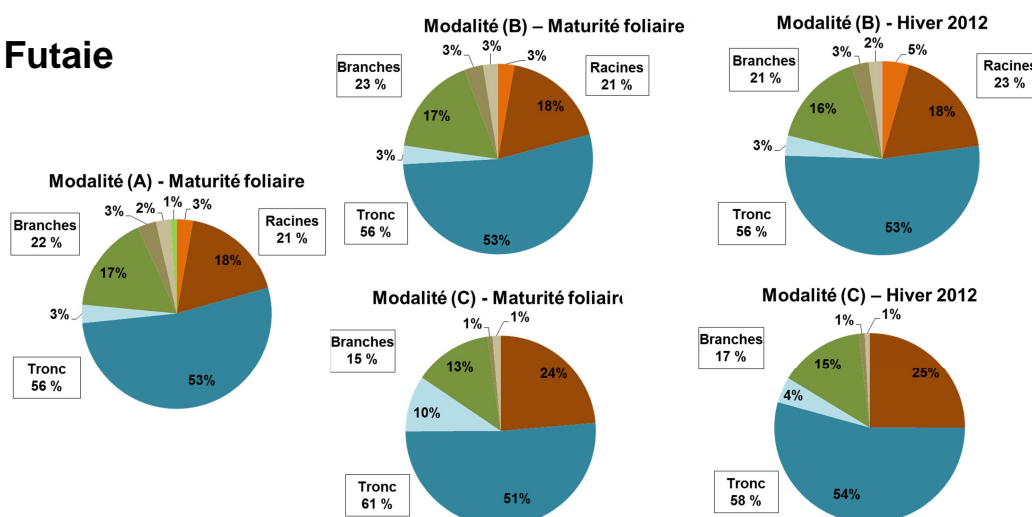
(a) Fourré



(b) Gaulis



(c) Futaie

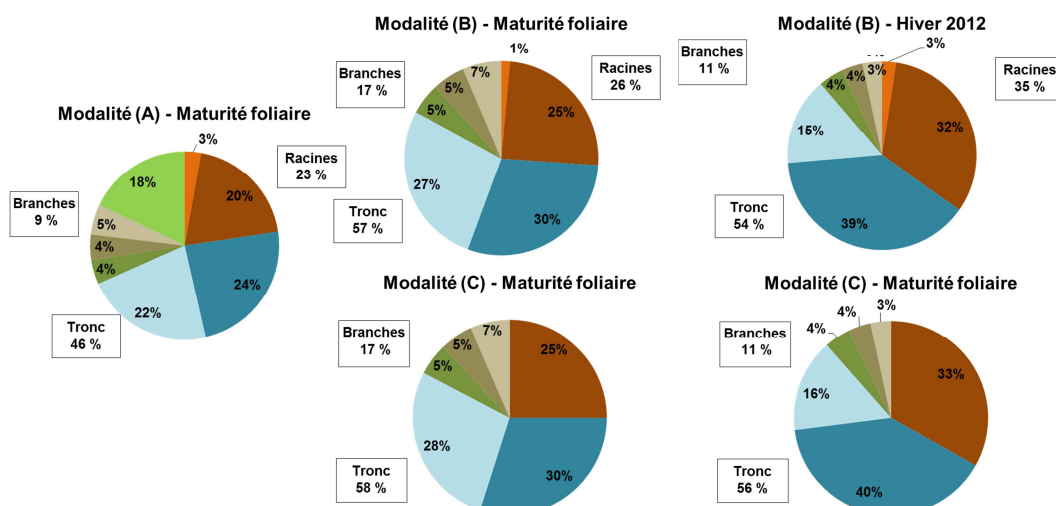


■ racines moyennes et fines ■ grosses racines ■ aubier tronc ■ phloème tronc ■ branches + 2 ■ branches n-1 ■ branches n ■ feuilles

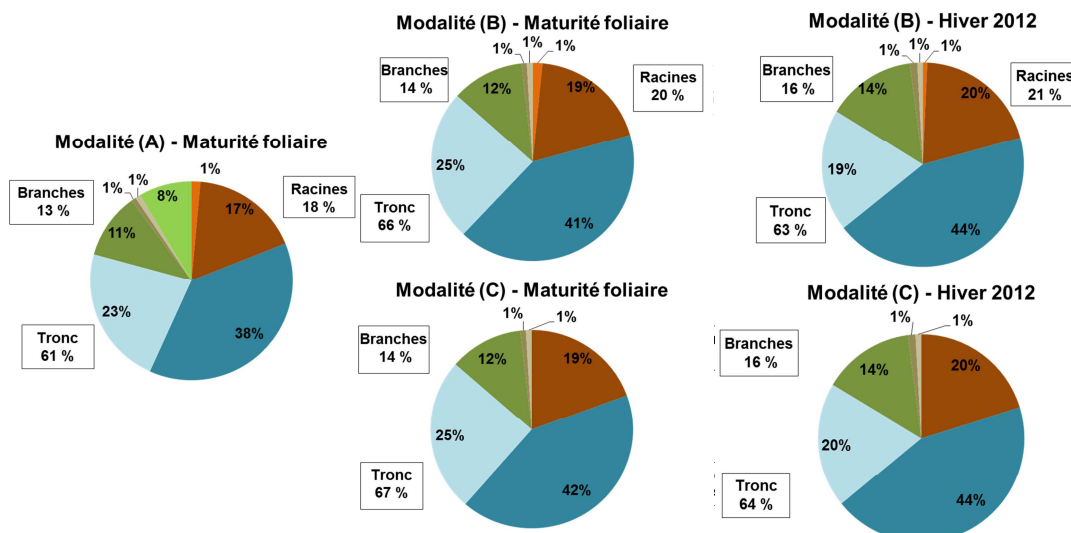
Figure IV.30. Répartition des quantités d'amidon au sein de la biomasse vivante du peuplement pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude.

(a) Fourré

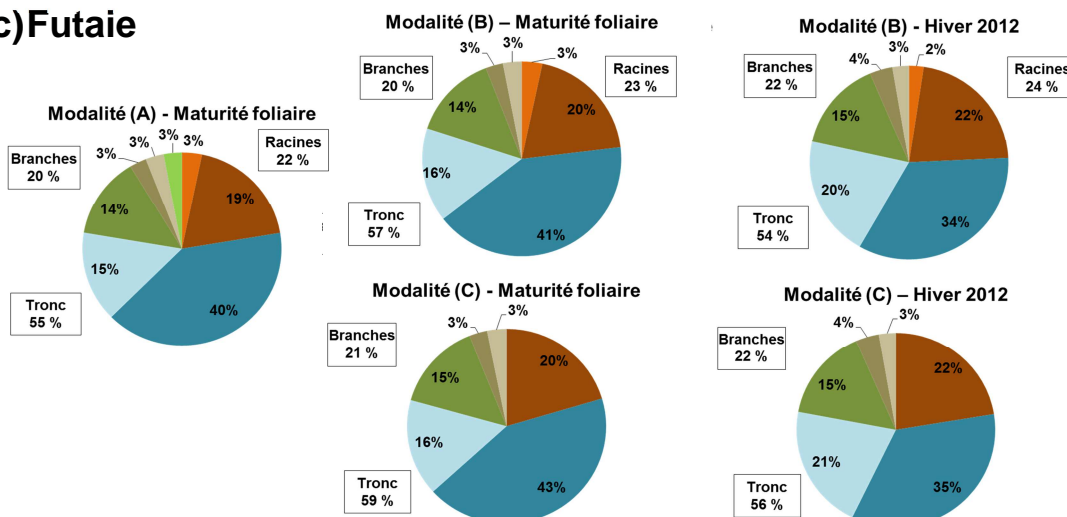
Sucres solubles



(b) Gaulis



(c) Futaie



■ racines moyennes et fines ■ grosses racines ■ aubier tronc ■ phloème tronc ■ branches + 2 ■ branches n-1 ■ branches n ■ feuilles

Figure IV.31. Répartition des quantités de sucres solubles au sein de la biomasse vivante du peuplement pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude.

Comme à l'échelle de l'arbre, la biomasse vivante de grosses racines est le deuxième plus important organe de stockage des composés carbonés du peuplement chez le fourré et le gaulis (respectivement 31.5 et 21.5 % des TNC de l'arbre en moyenne), et est suivie de la biomasse vivante de branches (12.5 et 15.2 % des TNC de la biomasse vivante du peuplement respectivement pour le fourré et le gaulis). Chez la futaie, les grosses racines et les branches présentent des proportions semblables (respectivement 19.4 % et 21.5 % des TNC de la biomasse vivante du peuplement). La proportion de composés carbonés contenus au sein de la biomasse des grosses racines diminue avec l'âge, alors que celle pour la biomasse vivante des branches augmente (Figures IV.30 et 31). Enfin, la proportion de TNC contenus dans la biomasse foliaire diminue avec l'âge (12.8, 7.3 et 1.73 % des TNC du peuplement, respectivement pour le fourré, le gaulis et la futaie) (Figures IV.30 et 31).

3.2.2.2. Les composés azotés

- *Echelle de l'arbre dominant*

Il existe un effet significatif de l'organe sur la répartition des composés azotés de réserve au sein de la biomasse vivante de l'arbre pour chaque composé et chaque classe d'âge (Tableau IV.9).

L'analyse de la répartition des composés azotés entre les différents organes avec la modalité (B) montre que, quel que soit l'âge, la biomasse vivante du tronc contient significativement la majorité des TNNC de l'arbre dominant (50.1, 54.6 et 47.1 % des TNNC de l'arbre respectivement chez le fourré, le gaulis et la futaie) (Figures IV.32 et 33, Tableau IV.9). Cette proportion de TNNC dans le tronc est significativement plus importante chez les arbres du gaulis que chez les deux autres classes d'âge (Tableau IV.11). Les mêmes tendances sont observées pour les protéines solubles (Figure IV.32, Tableau IV.11). En revanche, la biomasse vivante du tronc n'est que le deuxième organe de stockage des acides aminés de l'arbre chez la futaie (le premier étant les branches). De plus, la proportion d'acides aminés contenus dans le tronc diminue significativement avec l'âge (Figure IV.33, Tableau IV.11).

La biomasse vivante des grosses racines est significativement le second plus important organe de stockage des réserves azotées chez les arbres du fourré (27.9 % des TNNC de la biomasse vivante de l'arbre) (Tableau IV.11). Chez les arbres du gaulis et de la futaie, les grosses racines sont le troisième organe de stockage des TNNC. La proportion de TNNC (quel que soit le type de composé, i.e. protéines solubles ou acides aminés) contenus dans les grosses racines des arbres du fourré et de la futaie est significativement plus grande que celle du gaulis (27.9, 17.8 et 22.3 % respectivement pour le fourré, le gaulis et la futaie) (Figures IV.32 et 33, Tableau IV.11).

(a) Fourré

Protéines solubles

(b) Gaulis

(c) Futaie

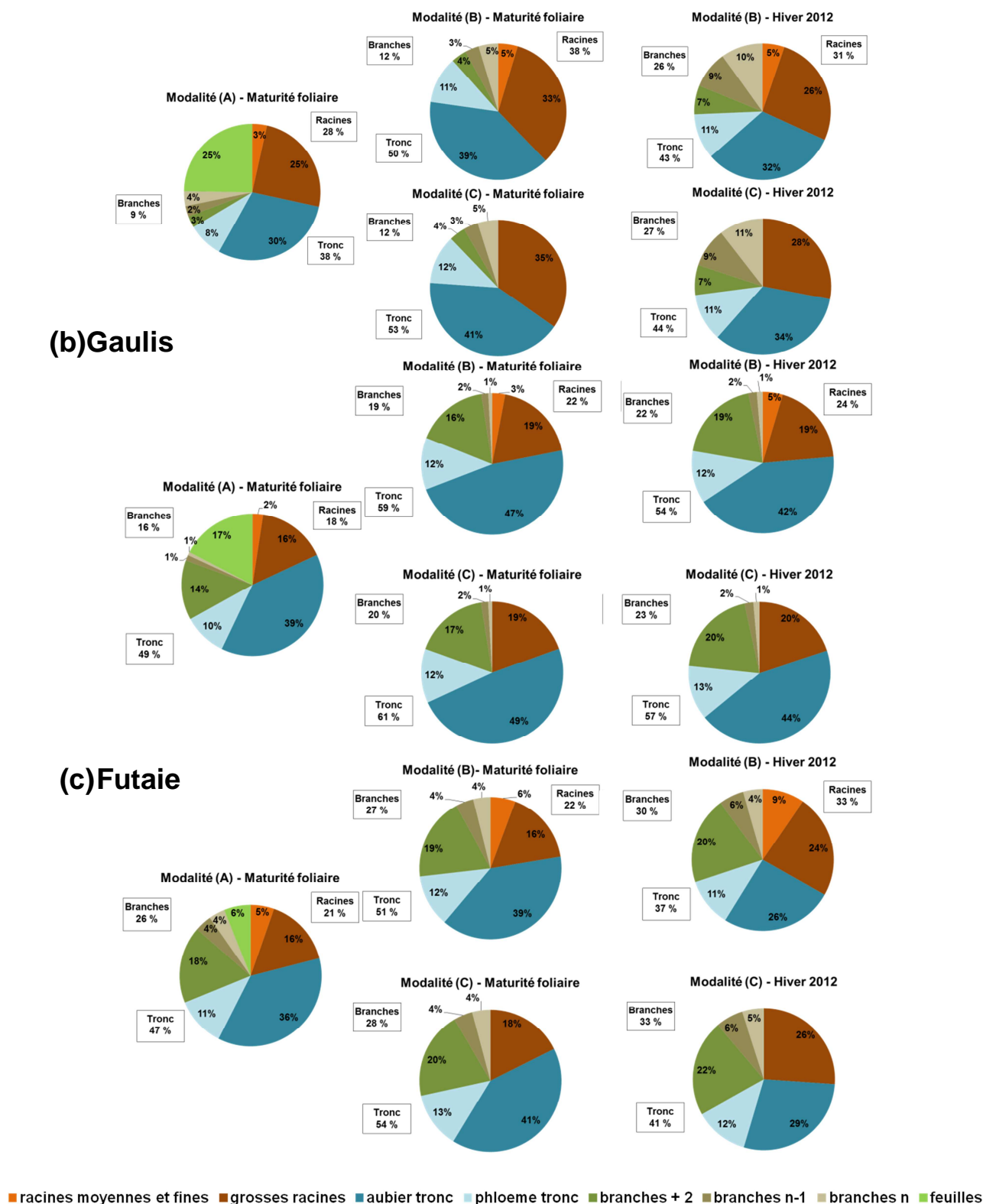
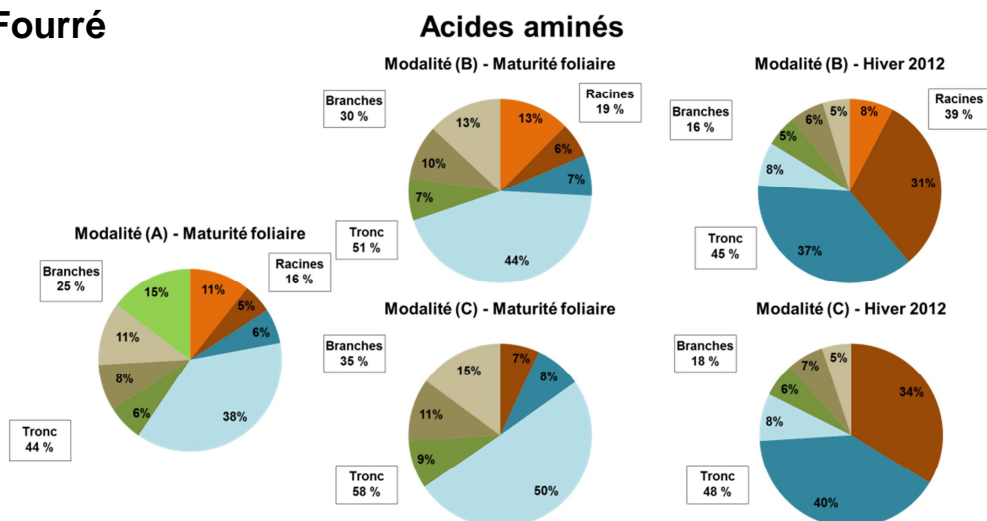
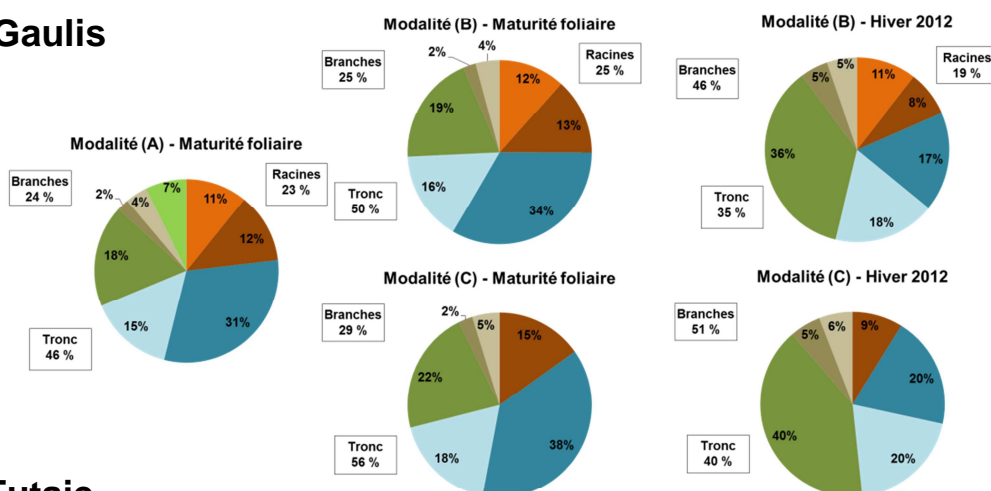


Figure IV.32. Répartition des quantités de protéines solubles au sein de la biomasse vivante de l'arbre dominant pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude (n = 31 arbres pour le fourré, n = 6 arbres pour le gaulis et n = 6 arbres pour la futaie).

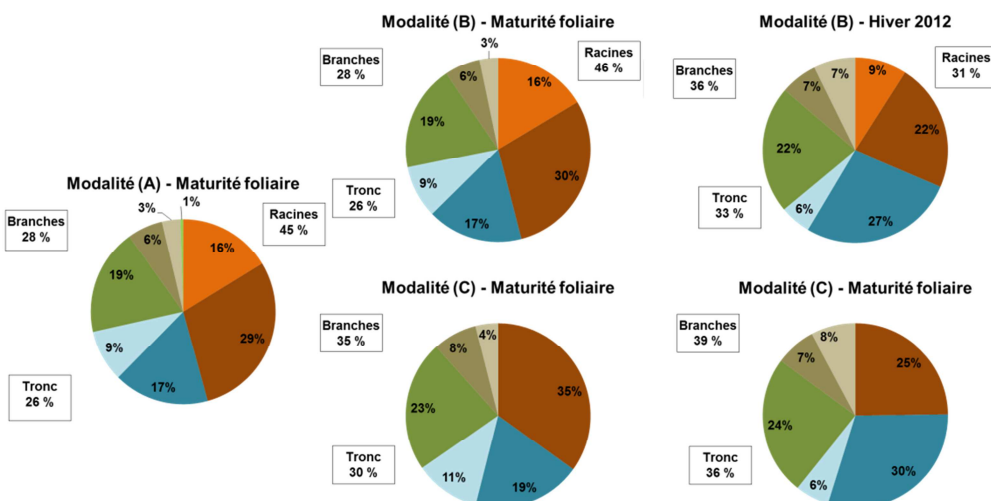
(a) Fourré



(b) Gaulis



(c) Futaie



■ racines moyennes et fines ■ grosses racines ■ aubier tronc ■ phloème tronc ■ branches + 2 ■ branches n-1 ■ branches n ■ feuilles

Figure IV.33. Répartition des quantités de acides aminés au sein de la biomasse vivante de l'arbre dominant pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude (n = 31 arbres pour le fourré, n = 6 arbres pour le gaulis et n = 6 arbres pour la futaie).

Tableau IV.11. Analyses de variance de l'effet de la date d'échantillonnage, de la classe d'âge d'arbre et de l'interaction entre ces deux facteurs sur les contributions des quantités de composé azoté de chaque compartiment de l'arbre aux quantités de composés totales de l'arbre pour la modalité (B).

	TNNC						Protéines solubles						Acides aminés					
	Classe		Date		Classe x Date		Classe		Date		Classe x Date		Classe		Date		Classe x Date	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>BVbranches</i>	92.5	<0.0001	121	<0.0001	2.50	0.093	81.7	<0.0001	99.1	<0.0001	42.0	<0.0001	40.9	<0.0001	9.33	0.003	71.8	<0.0001
<i>Bbranches n</i>	774	<0.0001	91.4	<0.0001	18.0	<0.0001	809	<0.0001	201	<0.0001	188	<0.0001	43.4	<0.0001	4.02	0.049	77.7	<0.0001
<i>Bbranches n-1</i>	545	<0.0001	205	<0.0001	70.6	<0.0001	299	<0.0001	240	<0.0001	144	<0.0001	84.1	<0.0001	0.46	0.499	51.7	<0.0001
<i>Bbranches +2</i>	1070	<0.0001	79.0	<0.0001	5.00	0.007	552	<0.0001	23.2	0.005	1.80	0.176	231	<0.0001	31.5	<0.0001	39.0	<0.0001
<i>BVtronc</i>	160	<0.0001	177	<0.0001	2.8	0.065	67.9	<0.0001	103	<0.0001	5.00	0.009	150	<0.0001	21.3	<0.0001	34.4	0.003
- <i>Aubier</i>	73.3	<0.0001	41.3	<0.0001	18.9	<0.0001	42.1	<0.0001	73.0	<0.0001	4.13	0.020	3.50	0.035	40.7	<0.0001	178	<0.0001
- <i>Phloème</i>	335	<0.0001	48.6	<0.0001	52.6	<0.0001	3.39	0.039	1.22	0.273	0.50	0.606	180	<0.0001	197	<0.0001	313	<0.0001
<i>BVracines</i>	854	<0.0001	23.7	<0.0001	15.1	<0.0001	319	<0.0001	22.2	<0.0001	143	<0.0001	66.4	<0.0001	0.10	0.771	173	<0.0001
<i>BVGR</i>	384	<0.0001	5.00	0.0028	4.10	0.020	398	<0.0001	0.20	0.659	110	<0.0001	72.2	<0.0001	20.9	<0.0001	232	<0.0001
<i>BRFM</i>	51.1	<0.0001	2.66	0.107	2.05	0.136	51.9	<0.0001	51.6	<0.0001	14.3	<0.0001	4.60	0.013	35.1	<0.0001	4.63	0.013

La biomasse vivante des branches est significativement le troisième organe de stockage de composé azoté chez les arbres du fourré (19.0 % des TNNC de l'arbre) (Figures IV.32 et 33, Tableau IV.9). Les branches sont le second plus important organe de stockage des TNNC pour les arbres du gaulis et de la futaie (respectivement 22.6 et 28.3 % des TNNC de l'arbre). La proportion de TNNC stockés dans les branches augmente significativement avec l'âge de l'arbre (Tableau IV.11). En distinguant les protéines solubles et les acides aminés, les mêmes tendances sont observées chez les arbres du fourré et du gaulis, pour les deux types de composés, et chez la futaie pour les protéines solubles uniquement (Figures IV.32 et 33). En effet, chez les arbres de la futaie, les branches sont le premier organe de stockage des acides aminés (Figures IV.32 et 33).

La proportion d'acides aminés contenus dans les biomasses vivantes du tronc, des racines totales (grosses + moyennes et fines) et des branches varie selon la date et l'âge de l'arbre. Le tronc est significativement le plus grand organe de stockage chez les arbres du fourré aux deux dates d'étude, alors qu'il s'agit du tronc à la maturité foliaire et des racines l'hiver 2012 chez les arbres du gaulis, et des racines à la maturité foliaire et du tronc l'hiver 2012 chez les arbres de la futaie (Figures IV. 32 et 33, Tableau IV.9).

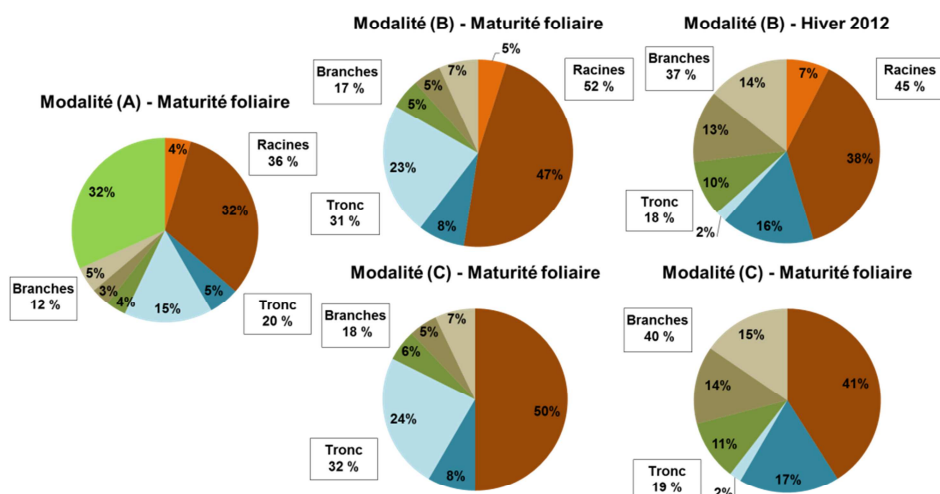
L'étude de la répartition des composés azotés avec la modalité (A) montre que la biomasse foliaire contient une proportion importante des protéines solubles et des acides aminés de l'arbre puisqu'elles correspondent à plus de 23.0 % des TNNC de l'arbre chez le fourré, 16.3 % pour le gaulis et 3.83 % pour la futaie. La proportion de TNNC contenus dans cet organe diminue significativement avec l'âge de l'arbre (Figures IV.32 et 33, $F = 714$, $p < 0.0001$). Les feuilles contiennent significativement une proportion de protéines solubles plus importante que celle d'acides aminés (en moyenne 16.3 % vs 8.00 %).

- Echelle du peuplement

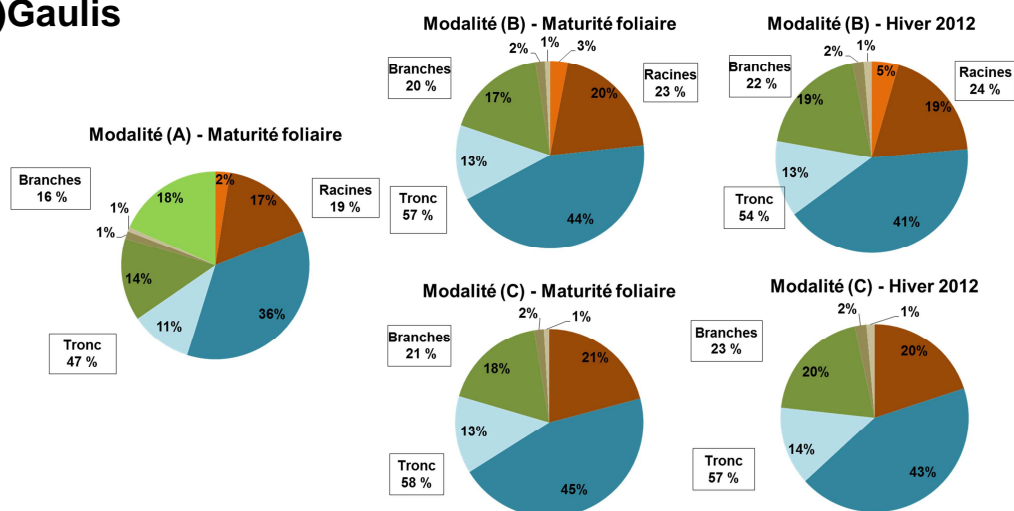
A l'échelle du peuplement, comme à l'échelle de l'arbre, la biomasse vivante de tronc contient la majorité des TNNC chez les trois peuplements (en moyenne 27.0, 53.5 et 45.1 % des TNNC respectivement pour le fourré, le gaulis et la futaie).

(a) Fourré

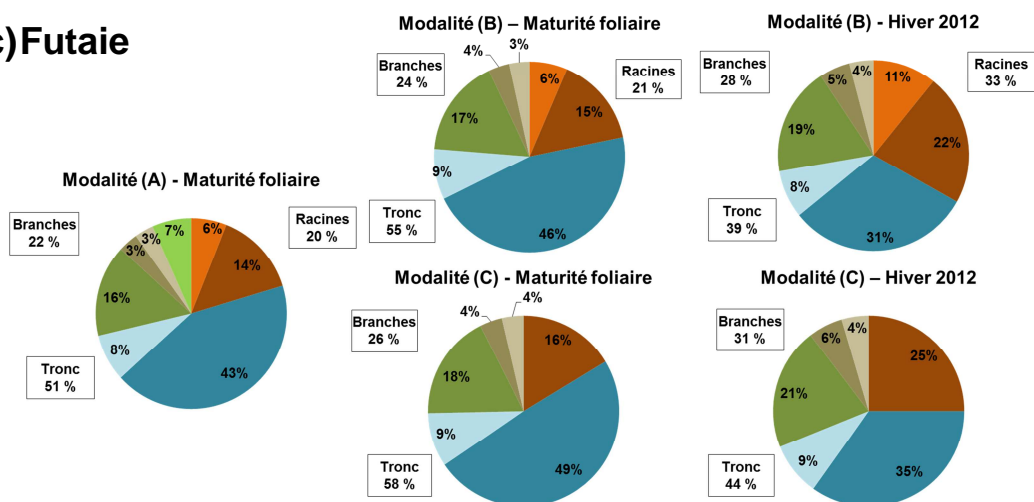
Protéines solubles



(b) Gaulis



(c) Futaie

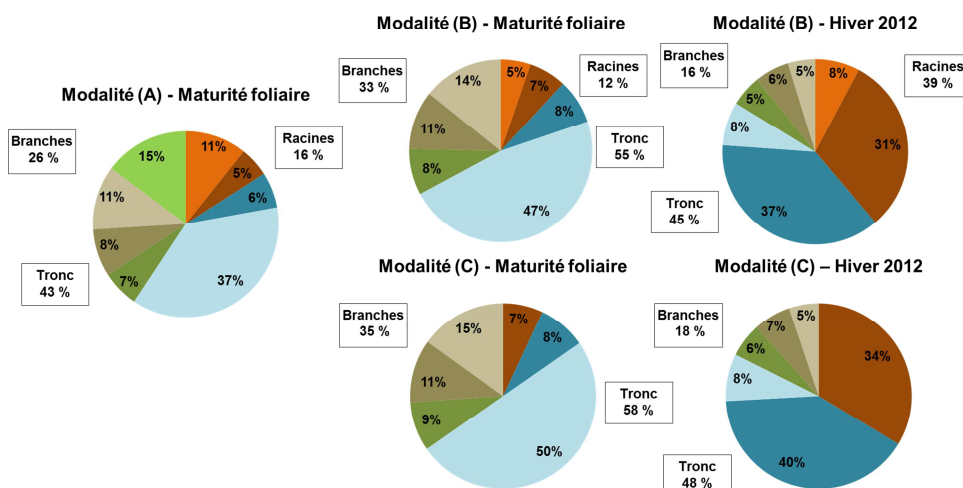


■ racines moyennes et fines ■ grosses racines ■ aubier tronc ■ phloème tronc ■ branches + 2 ■ branches n-1 ■ branches n ■ feuilles

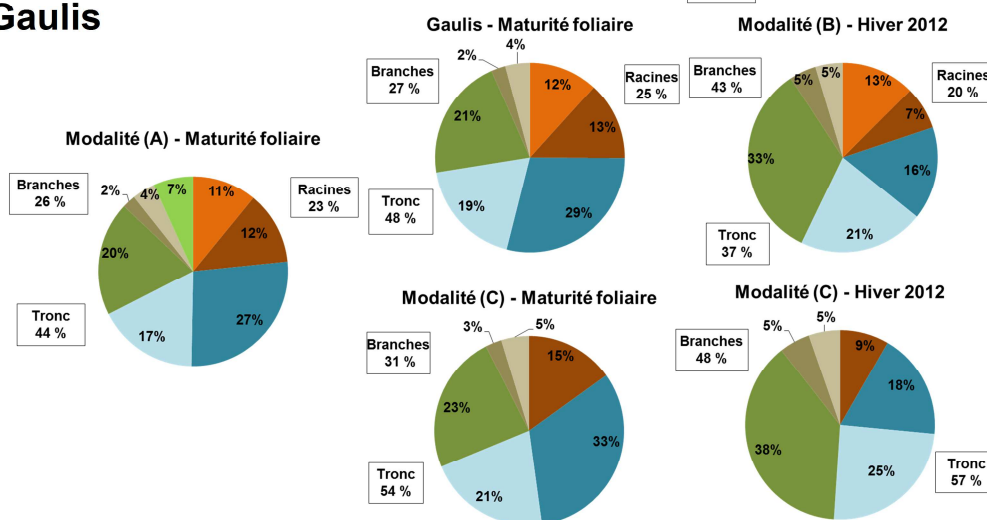
Figure IV.34. Répartition des quantités de protéines solubles au sein de la biomasse vivante du peuplement pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude.

(a) Fourré

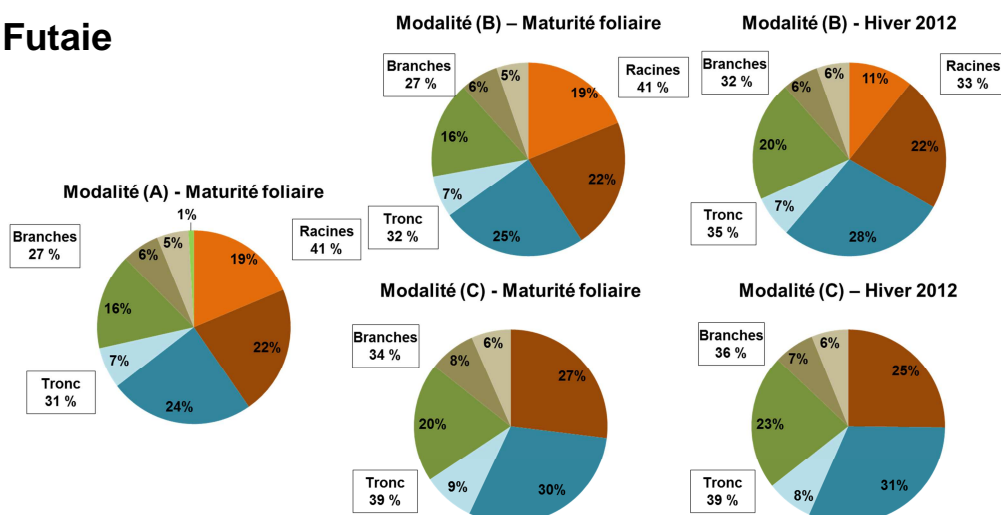
Acides aminés



(b) Gaulis



(c) Futaie



■ racines moyennes et fines ■ grosses racines ■ aubier tronc ■ phloème tronc ■ branches + 2 ■ branches n-1 ■ branches n ■ feuilles

Figure IV.35. Répartition des quantités d'acides aminés au sein de la biomasse vivante du peuplement pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude.

Comme à l'échelle de l'arbre, le tronc du gaulis présente une proportion plus importante des TNNC de la biomasse vivante que chez les autres peuplements. La biomasse vivante de grosses racines est le second plus important organe de stockage des TNNC du peuplement chez le fourré (24.9 %), alors qu'il s'agit de la biomasse vivante de branches chez le gaulis et la futaie (respectivement 23.2 et 29.5 %). Ainsi, comme à l'échelle de l'arbre, la proportion de composé azoté contenu dans les branches augmente avec l'âge du peuplement, alors qu'elle diminue dans la biomasse foliaire et le gaulis présentent une proportion dans les grosses racines plus faible que les autres classes d'âge (Figures IV.34 et 35).

3.2.3. Evolution des quantités de composés carbonés et azotés de l'arbre et du peuplement entre la maturité foliaire et l'hiver 2012

3.2.3.1. Les composés carbonés

- *Echelle de l'arbre dominant*

Entre la maturité foliaire et l'hiver 2012, chez le fourré et le gaulis, il y a une augmentation significative des TNC dans la biomasse ligneuse de l'arbre dominant entre la maturité foliaire et l'hiver 2012 (+ 42.1 %, $F = 5.54$, $p = 0.022$ pour le fourré ; + 30.1 %, $F = 9.13$, $p = 0.014$ pour le gaulis). Chez la futaie, aucune différence significative de quantités de TNC dans la biomasse vivante ligneuse de l'arbre n'est observée entre les deux dates ($F = 0.569$, $p = 0.475$). Ainsi, la quantité de réserves carbonées stockée dans la biomasse vivante ligneuse entre la maturité foliaire et l'hiver 2012 diminue significativement avec l'âge ($F = 20.1$ $p < 0.0001$). Pour la période d'étude considérée, l'incrément maximal en TNC dans la biomasse vivante ligneuse est observé chez les arbres du gaulis (284 g de TNC). L'augmentation calculée pour les arbres du fourré est plus faible (15.4 g de TNC), tandis qu'une diminution de - 39573 g de TNC est observée chez les arbres de la futaie ($F = 19.8$, $p < 0.0001$).

En étudiant séparément l'amidon et les sucres solubles, la quantité de sucres solubles dans la biomasse vivante ligneuse de l'arbre augmente significativement entre les deux dates chez les arbres du fourré et du gaulis ($F = 30.0$, $p < 0.0001$ pour le fourré, $F = 25.7$, $p < 0.001$ pour le gaulis). Les quantités d'amidon ne varient significativement pas entre les deux dates pour ces deux classes d'âge ($F = 2.80$, $p = 0.099$ pour le fourré, $F = 1.49$, $p = 0.251$ pour le gaulis) (Figure IV.28). Chez la futaie, la quantité de sucres solubles dans la biomasse vivante

ligneuse ne varie significativement pas entre les deux dates ($F = 3.94$, $p = 0.082$). La quantité d'amidon dans la biomasse vivante ligneuse des arbres de la futaie diminue, quant à elle, significativement de 30.5 % entre les deux dates ($F = 11.2$, $p = 0.010$) (Figure IV.28).

Chez les arbres du fourré et du gaulis, cette augmentation de la quantité de sucres solubles est observée pour tous les organes ligneux. La plus grande augmentation des quantités de sucres solubles est observée chez les grosses racines pour le fourré (+ 237 %, $F = 42.1$, $p < 0.0001$) (Figure IV.28), et chez les branches pour le gaulis (+ 76.3 %, $F = 27.5$, $p < 0.001$) (Figure IV.28). Concernant les quantités d'amidon des arbres du fourré, un accroissement entre les deux dates de 40.6 % de la quantité d'amidon contenue dans la biomasse vivante des branches ($F = 5.17$, $p = 0.027$) et de 161 % dans les racines moyennes et fines ($F = 31.1$, $p < 0.0001$) est observé (Figure IV.28). Une augmentation significative de 87.0 % de la quantité d'amidon au sein de la biomasse de racines moyennes et fines est également observée chez le gaulis ($F = 8.73$, $p = 0.014$).

Chez les arbres de la futaie, en considérant tous les organes ligneux et les racines moyennes et fines de manière individuelle, aucune variation significative des quantités d'amidon et de sucres solubles entre les deux dates n'est observée ($p > 0.05$).

- Echelle du peuplement

A l'échelle du peuplement, l'évolution des quantités de réserves carbonées entre la maturité foliaire et l'hiver 2012 est proche de celle observée à l'échelle de l'arbre échantillonné.

En effet, entre la maturité foliaire et l'hiver 2012, la quantité de TNC augmente dans la biomasse vivante ligneuse de 40.8 % chez le fourré et de 29.8 % pour le gaulis. Chez la futaie, cette quantité de TNC diminue entre les deux dates de 6.38 %. A l'échelle du peuplement, l'incrément en TNC est quasiment aussi important entre le fourré et le gaulis (respectivement 51.5 et 56.1 g TNC/m²). A l'inverse, une diminution de - 39.0 g TNC/m² est observée pour la futaie.

En étudiant séparément l'amidon et les sucres solubles, les quantités de sucres solubles augmentent de 153 % dans la biomasse ligneuse vivante du fourré et de 36.7 % chez le gaulis entre les deux dates. Cette tendance à l'augmentation des sucres solubles est observée pour tous les organes ligneux (Figure IV.29). Concernant l'amidon, une diminution de 22.5 % de la quantité dans la biomasse vivante ligneuse du fourré et de 26.7 % pour la futaie est observée. Un accroissement de 22.3 % de la quantité d'amidon de la biomasse vivante ligneuse du gaulis est observé, et ce, pour tous les organes (Figure IV.29).

3.2.3.2. Les composés azotés

- *Echelle de l'arbre dominant*

Entre la maturité foliaire et l'hiver 2012, seule l'accumulation relative des quantités de TNNC dans la biomasse vivante ligneuse des arbres du fourré est significative (+ 76.6 %, $F = 13.5$, $p = 0.001$ pour le fourré ; $F = 0.202$, $p = 0.664$ pour le gaulis ; $F = 2.45$, $p = 0.216$ pour la futaie). Ce schéma est également observé lorsque les quantités de protéines solubles et d'acides aminés sont étudiées séparément. En effet, les quantités de protéines solubles et d'acides aminés augmentent respectivement de 50.4 % ($F = 7.34$, $p = 0.009$) et de 197 % ($F = 37.4$, $p < 0.0001$) dans la biomasse vivante ligneuse de l'arbre chez le fourré, alors qu'elles ne varient pas significativement chez les arbres du gaulis ($F = 1.12$, $p = 0.314$ pour les protéines ; $F = 3.70$, $p = 0.086$) et de la futaie ($F = 1.31$, $p = 0.285$ pour les protéines ; $F = 106$, $p = 0.379$) (Figure IV.28). Ainsi, l'accumulation relative des réserves azotées au sein de la biomasse vivante ligneuse entre la maturité foliaire et l'hiver 2012 diminue significativement avec l'âge de l'arbre ($F = 397$, $p < 0.0001$).

La quantité de TNNC accumulée entre les deux dates augmente avec l'âge : elle est de 3.39, 2.76 et 304 g de TNNC, respectivement pour les arbres du fourré, du gaulis et de la futaie ($F = 4.87$, $p = 0.014$).

En considérant chaque organe et composé individuellement, seule la quantité de protéines de la biomasse vivante de branches augmente significativement de 235 % chez le fourré ($F = 41.9$, $p < 0.0001$) et de 36.2 % chez le gaulis ($F = 9.23$, $p = 0.013$). Chez les arbres de la futaie, cet accroissement de la quantité de protéines solubles n'est significatif que pour la biomasse vivante des grosses racines (+ 57.9 %, $F = 12.4$, $p = 0.006$) (Figure IV.28). Un accroissement significatif de la quantité de protéines solubles des racines moyennes et fines est également observé chez les arbres du fourré (+ 71.6 %, $F = 12.2$, $p = 0.001$) et de la futaie (+ 87.9 %, $F = 7.35$, $p = 0.022$) (Figure IV.28).

Concernant les acides aminés, les quantités dans la biomasse vivante du tronc et des branches augmentent significativement entre les deux dates chez les arbres du fourré, respectivement de 146.7 % ($F = 29.2$, $p < 0.0001$) et 51.8 % ($F = 7.55$, $p = 0.008$) (Figure IV.28). Chez le gaulis, une diminution significative entre les deux dates de la quantité d'acides aminés au sein de la biomasse vivante de tronc et de grosses racines est observée : elle est respectivement de 64.5 % ($F = 10.2$, $p = 0.010$) et 54.7 % ($F = 13.9$, $p = 0.004$), tandis que la quantité d'acides aminés augmente significativement dans les racines moyennes et fines ($F = 20.7$, $p = 0.001$).

Enfin chez la futaie, la quantité d'acides aminés augmentent dans tous les organes, sauf pour les racines moyennes et fines (- 40.1 %, $F = 1.73$, $p = 0.217$) (Figure IV.28).

- Echelle du peuplement

A l'échelle du peuplement, les mêmes tendances qu'à l'échelle de l'arbre sont observées. En effet, chez le fourré, les quantités de TNNC, protéines solubles et acides aminés de la biomasse vivante ligneuse augmentent respectivement de 82.4, 47.0 et 195 % entre la maturité foliaire et l'hiver 2012. Les quantités augmentent entre les deux dates pour tous les organes de l'arbre (Figure IV.29). Les quantités de TNNC du gaulis et de la futaie reste, quant à elles, stables entre les deux dates. A l'échelle du peuplement, le gaulis présente l'incrément en TNNC le plus faible (9.38, 1.21 et 7.28 g TNNC/m² respectivement chez le fourré, le gaulis et la futaie).

En considérant chaque organe et chaque composé individuellement, chez le fourré et le gaulis, la quantité de protéines solubles augmente entre les deux dates pour tous les organes. La même tendance est observée chez la futaie, sauf pour la biomasse vivante du tronc, où une diminution de 5.7 % des quantités de protéines solubles est observée (Figure IV.29). Concernant les acides aminés, un accroissement est observé pour tous les organes du fourré, alors qu'une diminution est observée pour tous les organes chez la futaie et le gaulis (sauf pour les branches où un accroissement de 19.5 % est observé) (Figure IV.29).

Cette partie met en évidence que les quantités de réserves carbonée et azotée dans la biomasse vivante de l'arbre dominant augmentent fortement avec l'âge, et ce, pour chaque organe. La même tendance est observée à l'échelle du peuplement, sauf pour les feuilles où une diminution des quantités de réserves carbonée et azotée avec l'âge est observée. L'effet de l'âge sur ces quantités est cependant moins important à l'échelle du peuplement qu'à l'échelle de l'arbre.

Il existe un schéma de répartition distinct des composés carbonés et azotés de réserve entre les âges. Pour le carbone, par ordre décroissant de quantité de réserves présente dans chaque organe, nous observons :

Fourré : Tronc > Grosses racines > Branches

Gaulis : Tronc > Grosses racines > Branches

Futaie : Tronc > Branches = Grosses racines

De plus, comme pour les biomasses, nous observons une augmentation de la proportion des réserves carbonées contenues dans les branches avec l'âge, tandis que la proportion dans les grosses racines et les feuilles diminue. Ce schéma est le même lorsque nous étudions séparément l'amidon et les sucres solubles, et les mêmes tendances sont observées à l'échelle du peuplement. Pour l'azote, le schéma de répartition des réserves azotées n'est également pas le même que celui observé pour les biomasses. Par ordre décroissant de quantité de réserves présente dans chaque organe, nous observons :

Fourré : Tronc > Grosses racines > Branches

Gaulis : Tronc > Branches > Grosses racines

Futaie : Tronc > Branches > Grosses racines

En revanche, l'évolution avec l'âge de la répartition des réserves azotées varie lorsque l'on distingue les composés, et plus particulièrement pour les acides aminés. Par exemple, chez les arbres de la futaie, les branches présentent la plus grande proportion d'acides aminés de l'arbre, suivies du tronc et des grosses racines.

Nous observons, par ailleurs, une augmentation de la proportion des réserves azotées contenues dans les branches avec l'âge, tandis que la proportion dans les grosses racines et les feuilles diminue. Ces mêmes tendances sont observées à l'échelle du peuplement.

Enfin, entre la maturité foliaire et l'hiver 2012, nous montrons que seuls les arbres du fourré et du gaulis présentent une augmentation des quantités de réserves carbonées entre les deux dates. Ce résultat est dû à une augmentation forte des quantités de sucres solubles contenus dans la biomasse vivante ligneuse des arbres du fourré et du gaulis. Les arbres de la futaie présentent, quant à eux, une diminution significative des quantités d'amidon entre les deux dates. Concernant les réserves azotées, seuls les arbres du fourré présentent une augmentation des quantités de réserves azotées dans la biomasse ligneuse vivante entre la maturité foliaire et l'hiver 2012. Les tendances d'augmentation ou de diminution des réserves azotées observées entre les deux dates sont toutefois fortement dépendantes du type de composé et de l'organe étudiés. A l'échelle du peuplement, les mêmes observations sont faites. L'effet de l'âge sur l'accumulation absolue des réserves carbonée et azotée entre les deux dates est cependant moins important à l'échelle du peuplement qu'à l'échelle de l'arbre.

4. Discussion

Dans ce travail, nous avons tout d'abord cherché à quantifier la biomasse sèche totale (vivante + duramen) ainsi que la biomasse sèche vivante de l'arbre dominant (en g de MS/arbre) et du peuplement (en g de MS/m²), à la maturité foliaire et à l'hiver 2012, pour trois classes d'âge de chênes sessiles (fourré, gaulis, futaie). Nous avons ensuite étudié l'effet de l'âge sur ces biomasses, ainsi que leur répartition entre les différents organes de l'arbre et l'accroissement de la biomasse vivante entre la maturité foliaire et l'hiver. L'estimation des biomasses vivantes a permis ensuite de quantifier les réserves carbonées et azotées de l'arbre et du peuplement pour chaque classe d'âge. Nous avons pu alors étudier l'effet de l'âge sur les quantités de réserves, leur répartition au sein de la biomasse vivante et leur variation entre les deux dates d'étude.

4.1. Effet de l'âge sur la biomasse totale et sa répartition entre les organes

4.1.1. Effet sur la biomasse de l'arbre et du peuplement

Dans notre étude, la biomasse de l'arbre dominant et la biomasse du peuplement augmentent avec l'âge. Cette augmentation a déjà été mise en évidence, à l'échelle de l'arbre chez plusieurs espèces boréales (Bond-Lamberty *et al.*, 2002), le pin blanc (*Pinus strobus*) (Peichl et Arain, 2007), ou encore le pin tordu (*Pinus contorta*) (Copenhaver et Tinker, 2014) ; et à l'échelle du peuplement, chez le hêtre (*Fagus sylvatica*) (Le Dantec, 2000 ; Huet *et al.*, 2004), *Pinus tabuliformis* (Zhao *et al.*, 2014), le pin tordu (Litton *et al.*, 2003), le peuplier (*Populus deltoides*) (Arora *et al.*, 2014) ou encore chez des espèces ligneuses tropicales (Becknell et Powers, 2014). Cependant, l'augmentation de la biomasse du peuplement avec l'âge peut être suivie d'une stabilisation, voire d'une diminution, lorsque les arbres ont atteint la maturité ou un stade très avancé du vieillissement. En effet, Acker *et al.* (2002) montrent que la biomasse de tronc du peuplement se stabilise autour d'une valeur de 500 Mg de MS/ha dès 102 ans chez le douglas (*Pseudotsuga menziesii*). Cairns *et al.* (1997) mettent, quant à eux, en évidence que la biomasse racinaire des peuplements forestiers tempérés augmente de 25 à 150 Mg/ha entre 10 et 180 ans puis diminue jusqu'à une valeur de 70 Mg/ha à 300 ans. Cette stabilisation, voire baisse de la biomasse, est due à la diminution de la densité du peuplement avec son âge, résultant de l'augmentation de la mortalité naturelle des arbres et des coupes d'éclaircie.

4.1.2. Effet de l'âge sur la répartition de la biomasse entre les différents organes

Le tronc est l'organe présentant la plus grande proportion de la biomasse de l'arbre dominant et du peuplement chez les trois classes d'âge de chêne sessile (8 ans pour le fourré, 20 pour le gaulis et 150 ans pour la futaie mature). Pour les deux échelles d'étude, nous mettons en évidence que la proportion de la biomasse du tronc augmente de 47 à 65 % entre 8 et 150 ans. Cette augmentation s'explique par l'augmentation de la biomasse du duramen avec l'âge et a déjà été mise en évidence à l'échelle de l'arbre et à l'échelle du peuplement par des études antérieures. Par exemple, la proportion de la biomasse du tronc au sein de la biomasse totale de l'arbre augmentait en effet de 25 à 69 % entre 2 et 65 ans chez le pin blanc (Peichl et Arain, 2007) et de 4 à 60 % entre 11 et 21 ans chez le pin ponderosa (*Pinus ponderosa*) (Grulke et Retzlaff, 2001). A l'échelle du peuplement, une augmentation de la proportion de la biomasse du tronc est également montrée chez le genévrier : la proportion de tronc est de 22 et 33 % pour des arbres âgés respectivement de 66 et 170 ans (*Juniperus thurifera*) (Morote *et al.*, 2012). Huet *et al.* (2004) montrent quant à eux, chez le hêtre, que la proportion de la biomasse du tronc au sein de la biomasse du peuplement augmente de 59 à 63 % entre 8 et 81 ans, puis diminue pour atteindre une valeur de 52 % à 145 ans.

Le fait que le tronc présente la plus grande proportion de biomasse pour les trois classes d'âge met en évidence que la prédominance du tronc est un caractère morphologique conservé lors du développement de l'arbre entre le stade juvénile et le stade mature chez le chêne sessile. Toutefois, d'autres études ont montré que le tronc n'était pas l'organe le plus important au plus jeune âge de l'arbre. En effet, grâce à une expérimentation sur des chênes pédonculés et des hêtres d'un an cultivés en pot, Ammer (2003) montre que les racines représentent la proportion de la biomasse de la plantule la plus importante (55 et 50 %, respectivement chez le chêne et le hêtre). Ainsi, le développement du chêne est caractérisé par une permutation de l'organe principal des racines au tronc au cours des huit premières années de l'arbre, via un changement du rapport entre la biomasse des racines et celle du tronc. D'autres études réalisées sur des espèces sempervirentes montrent que le tronc devient l'organe principal plus tardivement. En effet, dans une chronoséquence de pins blancs âgés de 2, 15, 30 et 65 ans, le tronc ne devient l'organe principal de l'arbre qu'entre 15 et 30 ans (Peichl et Arain, 2007). A 2 ans chez cette espèce, le compartiment foliaire est l'organe le plus important de l'arbre. Une étude réalisée sur trois classes d'âge de pins ponderosas (âgés de 3-9 ans, 11-20 et 21-40 ans) montre également que le tronc devient le principal organe en terme de biomasse après 20 ans. En effet, les racines fines présentent la biomasse la plus importante pour des arbres âgés de 3

à 9 ans, alors qu'il s'agit des feuilles pour des arbres de 11- 20 ans et des organes ligneux aériens (branches et tronc) pour les arbres de 21-40 ans (Grulke et Retzlaff, 2001). La rapidité de ce changement d'organe principal peut être modulée par les conditions environnementales. Il pourrait, par exemple, être accéléré par l'effet de la compétition pour la lumière au sein du peuplement. Les espèces héliophiles ou semi-héliophiles, telles que le chêne sessile (Rameau *et al.*, 1989), sont caractérisées par une croissance rapide, permettant de concurrencer les arbres voisins pour l'acquisition de la lumière (Kobe *et al.*, 1995). La compétition joue ainsi un rôle majeur dans la croissance d'une plante et sa productivité (Phipps, 1982). Les facteurs contrôlant la relation croissance-compétition pour la lumière sont la densité du peuplement et l'ombrage (Coomes et Allen, 2007) : d'une part, la forte densité des jeunes peuplements fait que les petits arbres sont limités par la disponibilité en lumière, d'autre part les arbres dominés (ayant une moins bonne disponibilité en lumière) investissent plus dans la croissance en hauteur du tronc que les arbres dominants du peuplement (Naidu *et al.*, 1998 ; Burkes *et al.*, 2003). Dans notre étude, l'estimation de la hauteur totale des arbres montre que les arbres du fourré ont la croissance annuelle en hauteur la plus importante (cf Annexe 2, Figure A.7). Ce résultat suppose alors l'existence d'une compétition importante pour la lumière entre les arbres du fourré, en lien avec la forte densité du peuplement (cf chapitre II, partie 4). La compétition au sein du fourré pourrait expliquer pourquoi le tronc domine en terme de biomasse dès l'âge de 8 ans dans notre étude.

Chez le fourré et le gaulis, les grosses racines représentent le second plus important organe en terme de biomasse (vivante + duramen), aussi bien à l'échelle de l'arbre dominant qu'à l'échelle du peuplement. Il s'agit en revanche des branches pour les arbres de la futaie mature. La proportion de grosses racines au sein de la biomasse totale de l'arbre et du peuplement diminue avec l'âge, alors que celle des branches augmente. Une diminution avec l'âge de la proportion de racines moyennes et fines a également été observée. Concernant les racines, les travaux de Grulke et Retzlaff (2001) présentent les mêmes tendances à l'échelle de l'arbre pour le pin ponderosa : i) la proportion de grosses racines au sein de la biomasse sèche totale est de 34 % pour les arbres âgés de 11-20 ans et de 9 % pour les arbres de 21-40 ans ; ii) les racines fines représentent 55 % de la biomasse sèche totale chez les arbres de 3-9 ans, 6 % chez les arbres de 11-20 ans et 1 % chez les arbres de 21 à 40 ans. A l'échelle du peuplement, Helmisaari *et al.* (2002) montrent quant à eux que la proportion de la biomasse racinaire au sein de la biomasse sèche diminue avec l'âge, pour une chronoséquence de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) âgés de 15, 35 et 100 ans : elle est de 25, 21 et 13 % respectivement. La

forte proportion de racines aux jeunes stades de développement peut s'expliquer par une plus grande nécessité d'explorer le sol pour accroître l'accès à la réserve en eau disponible afin de limiter les effets de la sécheresse et de permettre la production importante de nouveaux tissus. Au-delà de l'effet de l'âge sur les distributions de la biomasse, la proportion de racines fines au sein de la biomasse totale de l'arbre peut également dépendre fortement des conditions du milieu comme la disponibilité en eau (Keyes et Grier, 1981 ; Gower *et al.*, 1992 ; Albaugh *et al.*, 1998) et en nutriments du sol (Canham *et al.*, 1996), ou de gestion comme la densité du peuplement (Litton *et al.*, 2003).

Concernant les branches, les études de Peichl et Arain (2007), Grulke et Retzlaff (2001) et Kantola et Makela (2006) à l'échelle de l'arbre, et Morote *et al.* (2012) à l'échelle du peuplement, soulignent une diminution de la contribution des branches à la biomasse totale avec l'âge. Ces résultats (chez le pin et le genévrier) contraires au nôtre sont certainement dépendants de l'espèce d'étude puisque Huet *et al.* (2004) montrent que la proportion de branches augmente de 18 à 37 % entre 8 et 145 ans chez des peuplements de hêtres. L'augmentation de la proportion de branches avec l'âge observée dans notre étude et celle de Huet *et al.* (2004) peut s'expliquer d'une part par l'épaississement progressif du houppier avec le développement de l'arbre et, d'autre part, par un effet de la diminution de la densité du peuplement, qui favorise l'expansion en largeur du houppier du fait du plus grand espacement entre les arbres.

4.2. Effet de l'âge sur la biomasse vivante et sa répartition entre les organes

Au cours du développement de l'arbre, une mortalité progressive des cellules de l'aubier et une production de tannins ou de résine sont observées. Cette nouvelle structure forme le bois de cœur (duramen). Le duramen a un rôle structural puisqu'il permet le maintien de l'arbre (Taylor *et al.*, 2002). Au-delà des fonctions de croissance assurées par le bois vivant, ce tissu a, quant à lui, deux rôles importants : i) le transport de l'eau, des nutriments et des hormones, et ii) le stockage des réserves carbonées et azotées. Il est donc important d'étudier l'évolution de la biomasse vivante avec l'âge séparément du duramen pour mieux comprendre le fonctionnement de l'arbre et du peuplement.

4.2.1. Effet de l'âge sur les biomasses vivantes

La biomasse vivante de tous les organes de l'arbre dominant augmente fortement avec l'âge. En dépit de l'intérêt d'étudier la répartition des biomasses vivantes entre l'ensemble des organes de l'arbre, il n'existe pas à notre connaissance de travail antérieur à celui présenté ici. Quelques études ont considéré les biomasses vivantes du tronc ou des branches pour étudier l'effet de l'âge sur la production de bois. Ces études sont en accord avec nos résultats. Par exemple, Peichl et Arain (2007) montrent, grâce à une chronoséquence de pins blancs âgés de 2, 15, 30 et 65 ans, que la biomasse vivante des branches augmentait avec l'âge de l'arbre de 0.07 à 56.5 kg de MS. Barbaroux (2002) démontre par ailleurs que la biomasse d'aubier de tronc augmente avec la circonférence du tronc chez le chêne sessile, en passant de 30 kg de MS à 95 kg de MS quand la circonférence change de 30 et 70 cm. Enfin, chez le pin sylvestre, la biomasse de l'aubier du tronc augmente de 4.7 kg à 458 kg de MS entre 18 et 146 ans, puis diminue jusqu'à atteindre une valeur de 278 kg de MS chez les arbres âgés de 212 ans (Vanninen *et al.*, 1996). De la même manière dans cette étude, la biomasse de branches vivantes augmente de 4.1 kg à 65.8 kg de MS entre 18 et 146 ans, puis diminue jusqu'à atteindre une valeur de 28.5 kg de MS chez les arbres âgés de 212 ans. Cette diminution des biomasses vivantes du tronc et des branches est toutefois la conséquence d'un effet de la hauteur totale des arbres échantillonnés (la hauteur de ces arbres diminuant de 32 à 26 m entre 146 et 212 ans).

Dans notre étude, la différence d'âge entre le gaulis et la futaie mature est importante (environ 130 ans). Il serait alors intéressant de considérer un âge intermédiaire (vieux perchis ou jeune futaie) pour étudier l'évolution de la biomasse vivante avec l'âge de l'arbre afin de vérifier qu'il n'existe pas une forte augmentation entre le stade gaulis et le stade perchis (ou jeune futaie), suivie par une stabilisation ou une diminution de cette biomasse entre le stade perchis-jeune futaie et le stade futaie mature.

La biomasse vivante du peuplement augmente également avec l'âge dans notre étude. Cette augmentation est visible pour tous les organes, sauf pour les feuilles où une baisse de la biomasse avec l'âge est observée. Dans la littérature, il existe très peu d'études de l'effet de l'âge sur les biomasses vivantes du peuplement. Comme dans notre étude, King *et al.* (2007) montrent que les biomasses vivantes des branches et des racines augmentent avec l'âge du peuplement pour une chronoséquence de pins rouges (*Pinus resinosa*) âgés de 5 à 55 ans. La biomasse foliaire augmente quant à elle de 6.1 à 39.6 t/ha entre 5 et 32 ans puis diminue

fortement à 16.2 t/ha à 55 ans. Zhao *et al.* (2014) montrent, quant à eux, chez une chronoséquence de pins (*Pinus tabuliformis*) âgés de 30, 30-50, 51-60 et 61-80 ans, qu'il y a une augmentation de la biomasse d'aiguilles de 19.3 à 26.9 Mg de MS/ha entre le peuplement le plus jeune et le peuplement le plus âgé. Ces résultats variables pour la biomasse foliaire suggèrent alors un effet important de l'espèce ou du site d'étude (gestion forestière et conditions environnementales) sur l'évolution de la biomasse foliaire du peuplement avec l'âge. Concernant l'évolution de la biomasse de racines fines vivantes du peuplement, Finer *et al.* (2007) mettent en évidence que cette évolution était variable d'une espèce à l'autre : elle diminue en effet de 550 g/m² à 20 ans à 210 g/m² à 250 ans chez le hêtre, tandis qu'elle augmente de 10 à 590 g/m² entre 10 et 130 ans chez le pin.

Nos résultats montrent que l'effet positif de l'âge sur la biomasse totale vivante est moins important à l'échelle du peuplement qu'à l'échelle de l'arbre. Ce résultat s'explique par la diminution de la densité du peuplement avec l'âge du fait des éclaircies successives. Cet effet négatif de la densité n'est pas assez important pour compenser l'augmentation de la biomasse avec l'âge observée à l'échelle de l'arbre.

4.2.2. Effet de l'âge sur la répartition de la biomasse vivante entre les différents organes

A l'échelle de l'arbre dominant comme à l'échelle du peuplement, nous mettons en évidence que le tronc représente la proportion la plus importante de la biomasse vivante, quel que soit l'âge. En revanche, les grosses racines sont le second plus important organe vivant de l'arbre et du peuplement chez le fourré et le gaulis, alors qu'il s'agit des branches pour la futaie.

Les distributions des biomasses vivantes entre les organes sont très proches pour les deux échelles considérées (arbre dominant et peuplement), et cela, pour chacun des âges étudiés. Ceci résulte du fait que nous avons utilisé les relations allométriques établies pour l'arbre dominant pour tous les arbres du peuplement, alors que ces derniers présentent des tailles différentes. Toutefois, l'utilisation d'autres équations basées sur la taille de l'arbre ne modifierait qu'à la marge ce résultat car les peuplements sont tous équiens.

A notre connaissance, il s'agit des premiers travaux étudiant l'effet de l'âge sur la distribution de la biomasse vivante de l'arbre et du peuplement entre les organes. L'évolution avec l'âge

de la répartition des biomasses est donc la même lorsque l'on considère la biomasse totale (vivante + duramen) ou uniquement la biomasse vivante pour les trois principaux organes (tronc, grosses racines et branches). Néanmoins, le passage de la biomasse totale à la biomasse vivante met en évidence que la proportion de la biomasse des racines moyennes et fines de l'arbre et du peuplement augmente avec l'âge lorsque l'on ne considère que la biomasse vivante, alors qu'elle diminue lorsque l'on considère la biomasse totale. La quantité et la production des racines fines sont inversement corrélées au niveau de disponibilité en nutriments du sol (Keyes et Grier, 1981 ; Vogt *et al.*, 1983 ; Haynes et Gower, 1995). La disponibilité en nutriments est le plus souvent réduite avec le vieillissement de l'arbre du fait de leur immobilisation progressive dans le duramen. Cette immobilisation entraîne une baisse de la qualité de la litière avec l'âge (augmentation du rapport C/N et de la concentration en lignine), ce qui ralentit l'humification et diminue la disponibilité en nutriments du sol (Vitousek *et al.*, 1989 ; Gower *et al.*, 1996 ; Murty *et al.*, 1996). L'augmentation de la proportion des racines moyennes et fines par rapport à la biomasse vivante observée dans notre étude est alors cohérente avec l'hypothèse d'une hausse de l'allocation de la ressource à la croissance des racines fines pour permettre une meilleure exploration du sol, suite à la diminution de la disponibilité en nutriments dans les sols des vieux peuplements forestiers, comme supposée par Gower *et al.* (1996). Le fait que la proportion de racines moyennes et fines augmente avec l'âge est particulièrement important car, bien que ne représentant qu'une faible part de la biomasse de l'arbre, de par leur turnover rapide (Norby *et al.*, 2000), elles contribuent à 33 % de la NPP (Net Primary Production) annuelle et jouent un rôle majeur dans les apports de C à la litière (Vogt *et al.*, 1996).

Que ce soit à l'échelle de l'arbre dominant ou à l'échelle du peuplement, la proportion de feuilles diminue avec l'âge. Plusieurs études ont déjà mis en évidence ce résultat chez plusieurs espèces de pin (Grulke et Retzlaff, 2001 ; Kantola et Makela, 2006 ; Peichl et Arain, 2007) et chez le hêtre (Huet *et al.*, 2004).

L'allocation des assimilats à la production des différents organes de l'arbre peut être expliquée en partie par les facteurs limitants la croissance, comme la disponibilité en eau, en C, ou en N. Il existerait alors un compromis entre l'allocation aux racines et aux parties aériennes (McCarthy et Enquist, 2007). Cette théorie d'allocation optimale, également appelée hypothèse de l'équilibre fonctionnel, prédit une allocation de la biomasse vers l'organe qui capture la ressource la plus limitante (Davidson, 1969 ; Thornley, 1972 ; Bloom *et al.*, 1985). La morphologie de la plante renseignerait donc, par exemple, de

l'investissement dans les parties racinaires pour acquérir l'N du sol, et de l'investissement dans les feuilles pour l'assimilation du C. Ainsi, si l'investissement dans les parties aériennes et les parties racinaires est le même, le rapport racines fines/feuilles sera égal à 1. Bien que cette théorie ait été principalement étudiée chez les graminées, une modification de ce rapport avec l'âge de l'arbre est observée chez des espèces ligneuses : il augmente chez le pin sylvestre entre 2 et 212 ans (Vanninen *et al.*, 1996), alors qu'il diminue avec l'âge chez de jeunes pins rouges (entre 1 et 8 ans) (Reed *et al.*, 1995) ou chez le pin sylvestre (entre 15 et 100 ans) (Helmisaari *et al.*, 2002). Ces différents travaux mettent en évidence que l'effet de l'âge sur le rapport racines fines/feuilles est très variable. Cette variabilité serait dépendante du niveau de fertilité du milieu. En effet, la diminution de la disponibilité en nutriments du sol entraîne une augmentation du rapport racines fines/feuilles (Santantonio, 1989 ; Haynes et Gower, 1995 ; Vanninen et Makela, 1999). Notre étude montre que le rapport biomasse des racines moyennes et fines/biomasse des feuilles augmente fortement avec l'âge : il passe de 0.25 à 8 ans, 0.37 à 20 ans et 2.40 à 150 ans. Cette évolution du rapport est expliquée à la fois par une hausse de la proportion des racines moyennes et fines et par une baisse de celle des feuilles avec l'âge. L'augmentation de ce rapport avec l'âge s'expliquerait d'une part i) par l'investissement important dans le compartiment photosynthétique aux stades jeunes et par la diminution de cet investissement avec l'âge. En effet, la croissance importante au stade jeune de l'arbre, liée à la compétition pour la ressource lumineuse, aurait pour conséquence un investissement fort dans le compartiment photosynthétique lors des premières années de l'arbre pour supporter la production de biomasse (Peichl et Arain, 2007). Cet investissement diminuerait avec l'âge, comme le résultat d'une compétition moindre au sein du peuplement mature ; et d'autre part, ii) par une augmentation de l'investissement dans les racines moyennes et fines suite à une diminution supposée de la disponibilité en nutriments du sol avec le développement des peuplements, comme suggéré précédemment. Cependant, la tendance avec l'âge observée dans notre étude est peut-être liée à l'évolution de la biomasse des racines moyennes uniquement. N'ayant pas distingué les racines fines des racines moyennes chez les arbres du fourré et du gaulis lors des prélèvements, nous ne pouvons affirmer notre hypothèse.

Une autre contrainte liée à l'âge peut expliquer ce schéma d'allocation entre les feuilles et les racines. La théorie du « pipe model » représente l'arbre comme un assemblage de tuyaux reliant les racines aux feuilles (Shinozaki *et al.*, 1964a, b). Ce modèle se base sur une relation de proportionnalité entre la biomasse foliaire, ou la surface foliaire totale, et les surfaces du tronc et des branches (Shinozaki *et al.*, 1964b, a ; Makela et Albrektson, 1992 ; Mencuccini et

Grace, 1995 ; Chiba, 1998 ; Kershaw, 2001 ; Berninger *et al.*, 2005 ; Jelonek *et al.*, 2008). Il suppose ainsi un équilibre entre la surface foliaire transpirante et celle des tissus conducteurs. Une théorie de limitation hydraulique a par la suite été proposée (Yoder *et al.*, 1994 ; Ryan et Yoder, 1997) pour expliquer la diminution du rapport surface foliaire/surface d'aubier avec la taille de l'arbre (McDowell *et al.*, 2002, pour synthèse). Avec l'augmentation de la taille (hauteur) des arbres avec l'âge, il y a une diminution de la conductivité hydraulique et une augmentation de la tension et du risque de rupture de la colonne d'eau (cavitation) (Tyree et Ewers, 1991 ; Yoder *et al.*, 1994 ; Becker *et al.*, 2000 ; Koch *et al.*, 2004). Comme suggéré par Magnani *et al.* (2000), une des stratégies pour diminuer le risque d'embolie serait de réduire la tension exercée par la transpiration des feuilles grâce à une diminution de la surface foliaire totale (la diminution de la transpiration passant également par la baisse de la conductance stomatique, Givnish, 1986 ; Jarvis et McNaughton, 1986 ; Sperry *et al.*, 1993 ; Yoder *et al.*, 1994 ; Saliendra *et al.*, 1995). Une modification avec l'âge du rapport entre la biomasse foliaire transpirante et celle des racines absorbantes aurait alors lieu pour maintenir l'homéostasie de l'arbre (Magnani *et al.*, 2000).

4.3. Effet de l'âge sur la croissance de la biomasse vivante entre la maturité foliaire et l'hiver 2012

Nous montrons, à l'échelle de l'arbre dominant, une augmentation de la croissance absolue de la biomasse vivante ligneuse (tronc, branches et grosses racines) entre la maturité foliaire et l'hiver 2012 avec l'âge. Compte tenu de la faible période d'étude (8 mois), la mortalité peut être négligée. La NPP (Net Primary Production) de l'arbre équivaut alors au C assimilé via la photosynthèse moins le C perdu par la respiration. Puisque la biomasse vivante augmente fortement avec l'âge, il est peu probable que la respiration de l'arbre diminue. Par conséquent, l'augmentation de la croissance absolue de la biomasse totale vivante ligneuse suggère qu'il n'y a pas de baisse de la quantité de C assimilé avec l'âge de l'arbre. Cela n'est pas surprenant étant donné la forte augmentation de la surface foliaire totale des arbres dominants avec l'âge pour nos trois classes d'âge. A l'échelle du peuplement, une diminution forte de la croissance absolue de la biomasse vivante ligneuse du peuplement avec l'âge est observée.

La croissance relative, rapportée à la surface foliaire ($(BV_{\text{ligneuse hiver}} - BV_{\text{ligneuse maturité foliaire}}) / \text{surface foliaire}$), est stable entre le stade fourré et gaulis puis diminue fortement entre le stade gaulis et le stade futaie mature à l'échelle de l'arbre dominant. A l'échelle du peuplement, la croissance relative à la surface foliaire diminue fortement entre le fourré et la

futaie. Deux études à l'échelle du peuplement corroborent le fait que la croissance de la biomasse relative à la surface foliaire diminue avec l'âge. Ainsi, chez une forêt constituée de peuplements à chênes dominants, la croissance de la biomasse aérienne totale (feuilles comprises) diminue de 85.8 à 56.3 g/m² de feuilles/an entre 35 et 135 ans (Xu *et al.*, 2012). Genet *et al.* (2010) étudient quant à eux l'effet de l'âge sur la croissance de la biomasse du bois du peuplement, rapportée à la surface foliaire, chez le hêtre et le chêne. Ces auteurs mettent en évidence qu'il y a une diminution de la croissance relative entre 2005 et 2006 avec l'âge chez le hêtre (de 180 à 10 gC/m² de feuilles/an entre 14 et 175 ans). Pour le chêne, il y a une hausse entre 30 et 73 ans (de 125 à 200 gC/m² de feuilles/an) puis une baisse jusqu'à 60 gC/m² de feuilles/an pour des arbres âgés de 134 ans.

Cette diminution de la croissance relative de l'arbre, entre le gaulis et la futaie, et du peuplement avec l'âge peut s'expliquer par l'augmentation de la respiration d'entretien, en lien avec l'accumulation de la biomasse vivante avec l'âge. Elle pourrait également être liée à une augmentation de l'allocation du C à la production des racines fines. Nous avons mis en évidence que la proportion de racines moyennes et fines au sein de la biomasse vivante de l'arbre augmentait avec l'âge de l'arbre. L'investissement du C à la biomasse des racines moyennes et fines augmente alors avec le développement de l'arbre, en lien avec la diminution supposée de la disponibilité en nutriments avec le vieillissement du peuplement. En plus de la hausse de la biomasse de racines moyennes et fines, une augmentation du C utilisé pour leur renouvellement et une hausse de la respiration de ce compartiment de l'arbre auraient lieu. En effet, Helmissaari *et al.* (2002) mettent en évidence que le turnover des racines fines augmente avec l'âge chez le pin sylvestre. Magnani *et al.* (2000) montrent aussi, à l'échelle du peuplement chez le pin sylvestre, que la diminution de la NPP avec l'âge est le résultat conjoint d'une diminution de la surface foliaire et d'une augmentation du C alloué au renouvellement et à la respiration des racines fines. Des estimations plus précises des biomasses racinaires des arbres et surtout de leur renouvellement, en particulier chez les arbres matures, semblent cependant indispensables pour confirmer cette hypothèse. Enfin, la baisse de la photosynthèse par unité de surface foliaire avec l'âge de l'arbre couramment observée (Bond, 2000, pour synthèse) peut également avoir un rôle, bien que secondaire, dans cette diminution de la croissance relative de l'arbre avec l'âge. Nos données ne nous permettent en revanche pas d'expliquer la stabilité de la croissance relative de l'arbre dominant observée entre le stade fourré et le stade gaulis.

Nous avons ainsi montré chez le chêne sessile des schémas de répartition des biomasses différents selon l'âge de l'arbre, contrôlés principalement par l'ontogenèse mais aussi modulés par les conditions environnementales et les actions anthropiques qui régissent le développement de l'arbre et la structure du peuplement.

4.4. Effet de l'âge sur les réserves carbonées et azotées

4.4.1. Effet de l'âge sur les quantités de réserves

Chez le chêne sessile, les quantités de réserves carbonée et azotée au sein de la biomasse vivante de l'arbre et du peuplement augmentent avec l'âge. Considérer uniquement les biomasses vivantes pour étudier l'évolution des stocks de réserves de C et de N avec l'âge permet de dissocier le stock actif de composés carbonés et azotés de réserve remobilisables, des composés séquestrés dans le duramen. Cela permet de plus de ne pas surestimer les quantités de réserves en multipliant les concentrations en composés carbonés et azotés par la biomasse totale (vivante + duramen) de l'arbre ou du peuplement. Notre étude montre que l'évolution des quantités de réserves carbonées et azotées de l'arbre et du peuplement avec l'âge est principalement déterminée par celle de la biomasse vivante. Très peu d'études de l'effet de l'âge sur les quantités de réserves existent. Contrairement à notre étude, Genet *et al.* (2010) montrent, à l'échelle du peuplement, que la quantité de TNC ne varie pas avec l'âge chez le chêne sessile. Ce résultat est expliqué principalement par la biomasse du peuplement puisque celle-ci n'augmentait significativement pas avec l'âge. Par ailleurs, Barbaroux (2002) montre une augmentation de la quantité de réserves carbonées avec l'augmentation de la biomasse aérienne : elle passe de 70 gC TNC/m² pour une biomasse aérienne totale (vivante + duramen) de 1250 gC/m² (gaulis) à 400 gC TNC/m² pour une biomasse aérienne de 15000 gC/m² (futaie). En exprimant nos résultats de la même manière que Barbaroux (2002), nous montrons que les quantités de TNC des peuplements sont, en moyenne pour les deux dates d'étude, de 44 gC TNC/m² pour une biomasse aérienne totale de 650 gC/m² (fourré), 73 gC TNC/m² pour 1506 gC/m² (gaulis) et 175 gC TNC/m² pour une biomasse aérienne de 10038 gC/m² (futaie). Nos résultats et ceux de Barbaroux (2002) sont proches. La baisse des réserves observées au stade futaie est plus importante dans notre étude que chez Barbaroux (2002) ce qui tient, d'une part, à une biomasse plus faible dans notre étude, et d'autre part à des conditions stationnelles (sol) moins favorables. En ne considérant que la biomasse vivante, ces valeurs passent de 44 gC TNC/m² pour une biomasse aérienne vivante de 650 gC/m²

(fourré, dont 100 % de la biomasse est considérée comme vivante), 73 gC TNC/m² pour 1200 gC/m² (gaulis) et 175 gC TNC/m² pour une biomasse aérienne de 2642 gC/m² (futaie). Ce résultat montre que la proportion de réserves carbonées stockée dans la biomasse aérienne vivante du peuplement reste constante au cours du développement (en moyenne 6.5 %). La proportion de réserves carbonées présentes dans la biomasse vivante de racines (grosses, moyennes et fines) est également identique entre les trois peuplements de notre étude (en moyenne 6.6 %), avec 22 gC TNC/m² pour une biomasse vivante racinaire de 303 gC/m², 22 gC TNC/m² pour 389 gC/m² et 60 gC TNC/m² pour une biomasse vivante racinaire de 852 gC/m².

Concernant les réserves azotées, la même tendance est observée puisque nous trouvons que la quantité de réserves passe de 2 gN TNNC/m² pour 5 gN/m² de biomasse aérienne vivante (fourré) à 3 gN TNNC/m² pour 8 gN/m² (gaulis) et 10 gN TNNC/m² pour une biomasse aérienne vivante de 23 gN/m² (futaie). Pour la biomasse vivante racinaire, la quantité de réserves azotées passe de 1 gN TNNC/m² pour 2 gN/m² (pour le fourré et le gaulis) à 5 gN TNNC/m² pour 11 gN/m². Ainsi, comme pour le C, la proportion de NTNNC de la biomasse azotée vivante du peuplement n'est pas modifiée au cours du temps (en moyenne 42 %). Ce résultat, associé aux teneurs en N foliaire similaires entre les trois classes d'âge de notre étude, contredirait l'hypothèse d'une limitation de la disponibilité en azote dans le sol. Ceci peut s'expliquer i) par l'augmentation de la biomasse des racines fines avec l'âge, optimisant l'absorption de l'azote du sol ; ii) par la hausse du taux de mycorhization avec l'âge. En effet, une augmentation de la longueur des hyphes mycorhiziens (Holden *et al.*, 2013) et une augmentation de la biomasse microbienne rhizosphérique (Zhang *et al.*, 2012) avec le vieillissement de l'arbre ont été mis en évidence, améliorant ainsi la nutrition de l'arbre.

A l'échelle du peuplement, nous avons mis en évidence que la quantité de composés carbonés et azotés contenue dans la biomasse foliaire diminuait avec l'âge. Ce résultat est expliqué par la baisse de la biomasse foliaire du peuplement avec l'âge. Le fait que la quantité de protéines foliaire du peuplement diminue avec l'âge indique alors une diminution de la taille du compartiment photosynthétique avec le vieillissement du peuplement et donc, d'une baisse potentielle de la quantité de C assimilé par unité de surface de sol.

4.4.2. Effet de l'âge sur la répartition des réserves entre les biomasses vivantes

La biomasse vivante du tronc présente la plus grande proportion de TNC, aussi bien à l'échelle de l'arbre dominant qu'à l'échelle du peuplement. Le même résultat est observé pour l'amidon et les sucres solubles considérés séparément.

Il n'y a pas de données dans la littérature ne considérant que les réserves stockées dans la biomasse vivante. Il existe cependant quelques travaux étudiant la répartition des quantités de réserves au sein de l'arbre pour un âge donné, mais aucune ne traite de l'échelle du peuplement. Il a déjà été mis en évidence qu'environ 45 % des TNC de l'arbre sont retrouvés dans le tronc chez le chêne sessile de 50 ans (feuilles non comprises) (Barbaroux, 2002). El Zein (2011) montre chez le chêne de 50 ans que 28 % des TNC de l'arbre sont retrouvés dans l'aubier du tronc (feuilles incluses), soit une valeur inférieure à celle que nous avons présentée dans ces travaux pour des chênes sessiles âgés de 8, 20 et 150 ans. Le fait que la plus grande proportion des réserves carbonées soit retrouvée dans le tronc est expliqué par l'importance de la biomasse vivante de cet organe, qui représente la plus grande proportion de la biomasse vivante de l'arbre et du peuplement, et ce, quel que soit l'âge.

Pour les deux échelles d'étude, les grosses racines sont le deuxième plus important organe de stockage des TNC pour les arbres du fourré et du gaulis. Alors que, pour la futaie, les branches et les grosses racines présentent la même proportion de TNC. Pour la futaie, le schéma de répartition des quantités de TNC est différent de celui de la biomasse vivante puisque nous avons montré que la biomasse vivante des branches était plus importante que celle des grosses racines. La concentration en TNC des grosses racines de la futaie est donc suffisamment importante pour compenser la plus faible importance de la biomasse vivante de cet organe par rapport à celle des branches. Nos résultats mettent ainsi en évidence que, même si la répartition des réserves au sein de la biomasse de l'arbre est principalement régit par les biomasses, les teneurs en réserves peuvent avoir un effet non négligeable sur cette répartition. La teneur en TNC retrouvée dans les grosses racines de la futaie est plus grande que chez les deux autres classes d'âge. Le stockage du C dans la biomasse vivante des grosses racines augmenterait donc avec l'âge de l'arbre. Il est cependant à noter que nous avons utilisé les teneurs en composés carbonés du tronc pour les arbres du fourré et du gaulis. Nous avons donc pu sous-estimer les quantités de TNC des grosses racines pour ces deux classes d'âge. A l'échelle de l'arbre, il a déjà été montré que les racines et les branches contenaient une quantité importante de TNC. Environ 20 % et 32 % des réserves glucidiques de l'arbre sont retrouvées respectivement dans les branches et les racines chez le chêne de 50 ans

(Barbaroux, 2002). El Zein (2011) met également en évidence que les racines contiennent 43 % des TNC de l'arbre chez le chêne de 50 ans, les branches contenant quant à elles environ 16 % des TNC totaux de l'arbre.

La biomasse vivante du tronc présente également la plus grande proportion de TNNC de l'arbre et du peuplement, quel que soit l'âge. Ce même schéma est observé pour les protéines solubles. Le fait que le tronc contienne la plus grosse part des protéines de l'arbre a déjà été souligné par Valenzuela Nunez (2006), qui montre que plus de 40 % des protéines solubles de l'arbre sont retrouvées dans le tronc chez le chêne de 50 ans. En revanche, ce schéma n'est pas observé pour les acides aminés. En effet, pour la futaie, les branches présentent la plus grande proportion des acides aminés de l'arbre. Ceci est lié à la forte concentration en acides aminés des branches, qui fait que ce compartiment devient plus important que le tronc en terme de quantité d'acides aminés chez la futaie. Il faut toutefois prendre en compte le fait que nous avons utilisé la moyenne des concentrations des branches n-1 et du tronc pour calculer la quantité d'acides aminés des branches âgées de plus de deux ans. Or, il existe un gradient de concentrations en composés carbonés et azotés au sein de l'arbre : les concentrations en composés de réserve augmentent progressivement depuis la base du houppier vers l'extrémité des branches (Barbaroux, 2002 ; Valenzuela Nunez, 2006). Le fait de moyenniser la concentration du tronc avec celle des branches n-1 peut donc avoir comme effet un biais sur l'estimation de la quantité de réserves. Cet effet serait d'autant plus fort que l'arbre est âgé, car l'importance des jeunes branches au sein du houppier diminue fortement avec l'âge.

Aux deux échelles d'étude, les grosses racines sont le deuxième plus important organe de stockage des TNNC pour les arbres du fourré, alors qu'il s'agit des branches pour le gaulis et la futaie. Comme précédemment, cette évolution avec l'âge de la répartition des quantités de réserves azotées est différente de celle de la biomasse vivante, et est expliquée en partie par l'évolution des teneurs en composé azoté avec l'âge. Nos résultats montrent que le stockage de l'N dans les branches augmente progressivement avec l'âge de l'arbre. El Zein (2011) met en évidence que les branches contiennent environ 35 % des TNNC de l'arbre alors que les grosses racines en contiennent 28 % chez le chêne sessile de 50 ans. Son étude confirme donc qu'avec l'âge, la proportion de TNNC contenus dans les branches augmente et devient plus importante que celle des racines. Ce stockage à proximité des nouveaux organes (jeunes branches et feuilles) augmenterait avec l'âge pour limiter la distance entre les organes sources et les organes puits (cette distance augmentant avec la taille de l'arbre) et permettrait ainsi un transfert de la ressource remobilisée vers les nouveaux organes plus rapide au printemps. Par

ailleurs, nous avons montré que la répartition des acides aminés entre les différents organes de l'arbre était très variable selon la date d'étude. Ce résultat est expliqué par les dynamiques saisonnières très fluctuantes des acides aminés, correspondant aux transferts de l'N au cours de la saison.

L'évolution de la répartition des réserves avec l'âge est différente entre les réserves carbonées et azotées : le tronc est l'organe principal de stockage des réserves, qu'elles soient carbonées ou azotées, chez toutes les classes d'âge. Chez le fourré, les grosses racines sont le second organe de stockage du C et de l'N. Chez le gaulis, les grosses racines sont également le second organe de stockage du C, en revanche, il s'agit des branches pour l'N. Pour la futaie, les branches sont le second organe de stockage de l'N, tandis que les branches et les grosses racines sont d'égale importance pour le stockage du C.

A la maturité foliaire, la proportion de protéines solubles présentes dans les feuilles diminue fortement avec l'âge (de 25 à 6 % pour l'échelle de l'arbre dominant). Kang et Titus (1982) ont montré que 80% des TNNC des feuilles étaient des protéines, dont 50% sont de la Rubisco. La Rubisco est dégradée principalement à l'automne sous forme d'acides aminés, transférés dans les parties pérennes pour y être stockés (Chapin *et al.*, 1990 ; Cooke et Weih, 2005 ; Millard *et al.*, 2007). Nous pourrions supposer que cette diminution de la proportion des protéines foliaires avec l'âge impliquerait une baisse de la contribution des TNNC des feuilles aux réserves azotées totales de l'arbre, remobilisées au printemps pour la croissance de tous les organes puits. Puisque la quantité de TNNC du peuplement ne diminue pas avec l'âge, l'absorption de l'N du sol pourrait augmenter avec le vieillissement de l'arbre. La plus grande proportion de la biomasse des racines moyennes et fines au sein de la biomasse vivante de l'arbre chez les arbres matures, et une plus importante mycorhization, seraient alors synonyme d'une plus grande absorption d'N du sol, et expliquerait les concentrations en acides aminés plus importantes observées chez la futaie que chez les deux autres classes d'âge. Il est toutefois à noter que, même si la croissance des racines moyennes et fines augmente avec l'âge, celles du tronc et des feuilles diminuent. Une plus forte absorption racinaire de l'N du sol chez les arbres de la futaie ne serait donc peut-être pas nécessaire pour permettre la croissance et l'entretien des tissus vivants de l'arbre.

4.4.3. Effet de l'âge sur l'accumulation des réserves au sein de la biomasse vivante entre la maturité foliaire et l'hiver 2012

Entre la maturité foliaire et l'hiver 2012, les quantités de réserves carbonées présentent dans la biomasse vivante ligneuse (tronc, branches et grosses racines) de l'arbre augmentent pour le fourré et le gaulis, tandis que la quantité de réserves carbonées de la futaie reste stable. Pour le fourré et le gaulis, cette augmentation entre les deux dates est expliquée par celle des sucres solubles. Une augmentation de la quantité d'amidon des racines moyennes et fines des arbres du fourré et du gaulis a également été observée. Comme expliqué dans le chapitre 3, la forte hausse de la quantité de sucres solubles entre les deux dates d'étude chez les arbres du fourré et du gaulis est expliquée par le fait que les plus jeunes arbres sont plus exposés aux températures froides, ce qui implique une conversion plus importante de l'amidon en sucres solubles que chez les arbres de la futaie afin d'éviter le gel des cellules (Sakai, 1962 ; Schrader et Sauter, 2002 ; Morin *et al.*, 2007). La stabilité des quantités de réserves carbonées observée chez la futaie est expliquée d'une part par des concentrations en composés carbonés de réserve plus faibles en hiver 2012 qu'à la maturité foliaire dans les branches (chapitre III) ; et, d'autre part, par une stabilité des concentrations du tronc et des grosses racines entre les deux dates (Annexe 8). Comme suggéré dans le chapitre III, ces différences entre les âges peuvent être expliquées par une mise en réserve du C plus précoce chez les arbres matures que chez les arbres juvéniles.

Concernant les réserves azotées, seuls les arbres du fourré présentent une augmentation des quantités de réserves azotées dans la biomasse ligneuse vivante entre la maturité foliaire et l'hiver 2012. Ce résultat suggère que l'absorption de l'azote du sol à l'automne est plus importante chez les arbres du fourré que chez les autres classes d'âge, témoignant d'un sol plus favorable à la nutrition minérale chez les jeunes peuplements. L'effet de l'âge sur le pourcentage de réserves azotées stockées entre les deux dates d'étude est toutefois très variable selon l'organe et le type de composé étudiés.

Les mêmes tendances ont été montrées pour les réserves carbonées et azotées à l'échelle du peuplement. Les différences entre les classes d'âge sont toutefois moins importantes qu'à l'échelle de l'arbre dominant en raison de la diminution de la densité du peuplement avec son vieillissement.

5. Conclusion

Nos travaux sont les premiers à s'intéresser à l'effet de l'âge de l'arbre sur les quantités totales de réserves de C et d'N, en distinguant le type de composé et en considérant l'ensemble de la biomasse vivante de l'arbre et du peuplement.

L'évolution de la répartition de la biomasse vivante entre les différents organes avec l'âge est bien marquée. Le tronc constitue la plus grande biomasse vivante, quel que soit l'âge de l'arbre, les grosses racines sont le second organe en terme de biomasse vivante pour le fourré et le gaulis, alors qu'il s'agit des branches pour la futaie. Nous avons ainsi montré que la proportion de la biomasse vivante des branches augmente avec l'âge, alors que celle des grosses racines diminue. De plus, l'importance des racines moyennes et fines augmente avec l'âge, tandis que celle des feuilles diminue. Ces tendances sont l'effet de l'ontogénie du chêne sessile. Le développement de l'arbre peut toutefois être régulé par des effets environnementaux et des actions anthropiques de gestion. Par exemple, l'augmentation de l'allocation à la croissance des racines moyennes et fines avec l'âge serait le résultat d'une diminution de la disponibilité en nutriments, et plus particulièrement en N du sol, avec le vieillissement du peuplement.

Nous avons montré que la biomasse vivante du peuplement augmentait avec l'âge, sauf pour les feuilles, et que la croissance absolue et relative à la surface foliaire de la biomasse vivante ligneuse du peuplement diminuait avec l'âge. Le déclin de la productivité avec le vieillissement du peuplement couramment observée pourrait être conjointement dû à la diminution de la biomasse du compartiment photosynthétique, à l'augmentation de l'allocation de la ressource à la biomasse de racines fines et à l'augmentation de la respiration des tissus vivants avec l'âge.

L'étude de l'effet de l'âge sur les quantités de réserves de C et d'N a permis de montrer que les quantités de réserves augmentent avec l'âge, aussi bien pour l'échelle de l'arbre dominant que pour celle du peuplement, sans que toutefois la proportion de réserves carbonée et azotée stockées dans la biomasse vivante ligneuse n'augmente avec l'âge. La répartition des réserves carbonées et azotées entre les différents organes de l'arbre est principalement expliquée par celle des biomasses. Les concentrations en composés carbonés et azotés ont néanmoins un effet non négligeable sur celle-ci puisque nous avons montré que la répartition des réserves carbonées et azotées pouvait être différente de celle des biomasses vivantes. Par exemple,

pour la futaie, la quantité de TNC contenus dans la biomasse vivante des grosses racines est aussi importante que celle des branches, alors que la biomasse vivante des grosses racines est bien moins importante que celle des branches à ce stade du développement chez le chêne sessile. Ce schéma, non observé chez les deux autres classes d'âge, témoigne d'une augmentation de l'allocation des TNC au stockage dans les grosses racines avec l'âge de l'arbre. De la même manière, pour les réserves azotées, nous avons montré que les grosses racines sont le second organe de stockage des TNNC après le tronc chez le fourré, alors qu'il s'agit des branches pour les arbres du gaulis et de la futaie. Ainsi, le stockage azoté dans les branches augmenterait progressivement avec l'âge de l'arbre. Cette évolution avec l'âge met en évidence la nécessité de réduire la distance entre les organes sources et les organes puits avec l'augmentation de la taille de l'arbre. Enfin, la variation des quantités de réserves carbonées et azotées entre la maturité foliaire et l'hiver 2012 est très différente selon la classe d'âge et est expliquée par les dynamiques saisonnières des concentrations en TNC et TNNC.

Ainsi, les connaissances sur les allométries, les stocks et les dynamiques saisonnières des composés carbonés et azotés de réserve à un âge donné ne peuvent être étendues à une autre classe d'âge. Notre étude révèle également l'importance de ne considérer que la biomasse vivante pour étudier l'effet de l'âge sur les quantités de réserves et leur répartition au sein de l'arbre et du peuplement. Bien que des schémas d'évolution des quantités et de la répartition de la biomasse et des réserves avec l'âge aient été mis en évidence, il semble toutefois difficile de dissocier les effets de l'âge, de la taille de l'arbre, des conditions environnementales et des actions anthropiques qui régissent son développement pour expliquer les différences de fonctionnements des peuplements forestiers.

Chapitre V – Discussion générale et perspectives

Dans le but de progresser dans la compréhension de l'effet de l'âge sur les réserves carbonées et azotées de l'arbre, le travail exposé ici a consisté à étudier les effets de l'âge de l'arbre i) sur les dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés et azotés non structuraux (TNC et TNNC) ; ii) sur les quantités de réserves carbonées et azotées de l'arbre dominant et du peuplement. Les effets de l'âge ont été étudiés *in situ* chez une espèce décidue tempérée, le chêne sessile (*Quercus petraea*), au travers d'une chronoséquence composée de trois peuplements d'âges distincts : fourré (environ 8 ans), gaulis (environ 20 ans) et futaie mature (environ 150 ans).

Le premier niveau d'étude cité ci-dessus s'appuie sur les variations saisonnières des concentrations en amidon, sucres solubles, protéines solubles et acides aminés des jeunes branches et des racines moyennes et fines, à un pas de temps fin. Les dates d'échantillonnage correspondent à des stades phénologiques et de croissance clés de l'arbre pour les trois classes d'âge de l'étude. Cette expérimentation s'inscrit dans l'objectif de savoir si des modifications des dynamiques saisonnières des réserves carbonées et azotées ont lieu au cours du développement de l'arbre, en lien avec sa phénologie et sa croissance. En effet, il n'existe pas à ce jour de travaux étudiant l'effet de l'âge sur les dynamiques saisonnières des réserves carbonées et azotées. Le second niveau d'étude s'appuie sur les quantités de réserves carbonées et azotées de l'arbre et du peuplement, leur répartition au sein de la biomasse vivante ainsi que leur variation entre deux dates, la maturité foliaire et l'hiver. La répartition des réserves étant principalement déterminée par la biomasse des organes (Kozlowski, 1992), l'estimation des biomasses des organes de l'arbre et du peuplement a été réalisée au préalable. La quantification des biomasses sert part ailleurs à étudier l'allocation de la ressource dans la production de la biomasse entre les différents organes. L'évolution de l'allocation du C et de l'N à la croissance des organes avec le développement de l'arbre ne peut ainsi être étudiée qu'à partir des biomasses vivantes. La distinction entre la biomasse vivante et la biomasse de bois de cœur (duramen) a donc été indispensable.

L'étude des dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés de réserve a permis de montrer que les réserves carbonées sont remobilisées au débourrement pour toutes les classes d'âge. Les réserves carbonées se reforment ensuite au cours de la saison de végétation jusqu'à l'automne et sont utilisées au cours de l'hiver pour la respiration d'entretien. Cette dynamique a déjà été montrée chez le chêne sessile âgé de 40-50 ans (Barbaroux, 2002 ; Hoch *et al.*, 2003 ; El Zein, 2011) et de 150 ans (Bazot *et al.*, 2013). Concernant les réserves azotées, nous avons montré que la dynamique saisonnière des

concentrations en composés azotés de réserve est différente de celle des réserves carbonées. En effet, le minimum des réserves azotées est observé plus tard dans la saison de végétation, à la fin de la croissance du bois, chez les trois classes d'âge. Ce résultat suggère que l'azote stocké dans les branches et les racines est utilisé pour permettre la croissance et que l'absorption de l'azote par les racines au printemps ne suffit pas pour reformer les stocks azotés avant la remobilisation de l'azote foliaire à l'automne. De plus, comme l'a déjà mis en évidence Bazot *et al.* (2013), la concentration maximale en réserves azotées n'est observée qu'après le jaunissement, et ce chez les trois classes de chênes sessiles étudiées.

En étudiant plus finement les dynamiques saisonnières des réserves carbonées et azotées, des schémas distincts entre les âges ont été mis en évidence dans cette étude.

Concernant la remobilisation printanière, l'amidon et les sucres solubles des branches sont remobilisés chez les arbres du fourré, alors que seule la concentration en amidon diminue au moment du débourrement chez les arbres du gaulis et de la futaie. Pour les réserves azotées, il n'y a pas de remobilisation des TNNC dans les branches des arbres du fourré. Ces résultats témoigneraient d'une utilisation distincte des différentes formes de réserves avec l'âge : i) les jeunes arbres auraient besoin des deux formes de réserves carbonées pour la reprise de croissance, ce qui ne serait pas le cas pour les arbres plus âgés ; ii) les jeunes arbres seraient moins dépendants de leurs réserves azotées pour la croissance printanière que les arbres adultes. L'azote du sol absorbé au printemps par l'arbre pourrait participer plus à la croissance chez les arbres juvéniles que pour les arbres adultes. L'étude des concentrations des TNC et TNNC ne permet pas d'étudier les flux de carbone et d'azote dans la plante. Le marquage au ^{15}N permet de distinguer l'azote absorbé de l'azote remobilisé (Millard, 1996). Cette technique a permis de montrer que l'absorption de l'azote du sol au printemps débute conjointement avec la remobilisation des réserves azotées chez le chêne sessile de 50 ans, l'azote nouvellement acquis par la plante participe toutefois peu au développement des nouvelles pousses (El Zein *et al.*, 2011a). Une prochaine étape serait alors d'étudier l'effet de l'âge de l'arbre sur la remobilisation printanière des réserves azotées grâce à des marquages isotopiques afin de voir si l'azote du sol absorbé au printemps contribuerait plus à la croissance printanière chez les arbres juvéniles, ou encore de savoir si la stabilité des réserves azotées entre l'hiver et le débourrement résulte d'une rapide reformation des réserves grâce à une absorption rapide de l'azote du sol chez les jeunes arbres. Il faut par ailleurs noter que les dates d'échantillonnage pourraient expliquer ces différences entre les âges observées lors de la remobilisation printanière de réserves carbonées et azotées. Les prélèvements

correspondant à l'hiver 2011 ont été effectués tardivement (en mars) et à la même date pour les trois classes d'âge alors que le débourrement a été plus précoce chez les arbres de la futaie et du gaulis que pour les arbres du fourré. La remobilisation des TNC et des TNNC serait plus avancée chez les arbres du gaulis et de la futaie que chez le fourré et l'échantillonnage ne nous permettrait peut-être pas de la percevoir.

La formation des réserves carbonées au cours de la saison de végétation suit une dynamique différente entre les classes d'âge pour les différents organes. En effet, le stockage du carbone dans les branches a lieu uniquement après la fin de la croissance des feuilles (et potentiellement après la croissance du bois) chez les jeunes arbres du fourré, alors que le stockage débute juste après le débourrement chez les arbres matures de la futaie (Figure V.1).

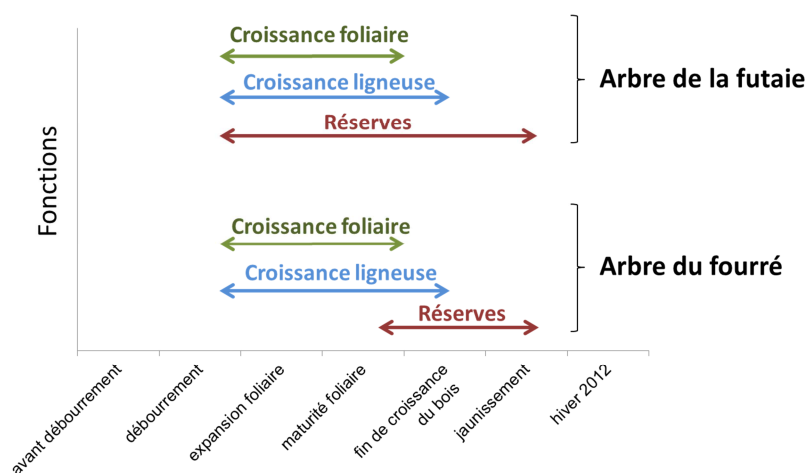


Figure V.1. Schématisation de l'allocation du C à la croissance et aux réserves durant la saison de végétation pour les jeunes branches des arbres du fourré et de la futaie.

Ainsi, les jeunes arbres allouent préférentiellement le C à la croissance. La croissance chez les arbres du fourré se ferait principalement en hauteur, en lien avec la forte compétition pour la lumière chez les jeunes peuplements, comme discuté précédemment dans le chapitre IV (partie 4.1.2). Cette importante force de puits de C qu'est la croissance chez les jeunes arbres ne permettrait par ailleurs pas d'allouer le C à la croissance et aux réserves de manière conjointe, ce qui ne leur permet pas d'avoir les ressources carbonées nécessaires à leur survie en cas de stress environnementaux (risques climatiques tels que des sécheresses et les gels, ou biotiques comme les attaques d'herbivores ou de pathogènes). Le stockage et la croissance se font en revanche de manière conjointe chez les vieux arbres, ce qui leur permet d'avoir les ressources carbonées stockées au sein de leur biomasse indispensables pour survivre en cas de risques environnementaux durant la saison de végétation (Figure V.2). Concernant les

réserves azotées, la remobilisation de l'azote foliaire à la fin de la saison de végétation semble être plus précoce chez les arbres matures que chez les arbres juvéniles.

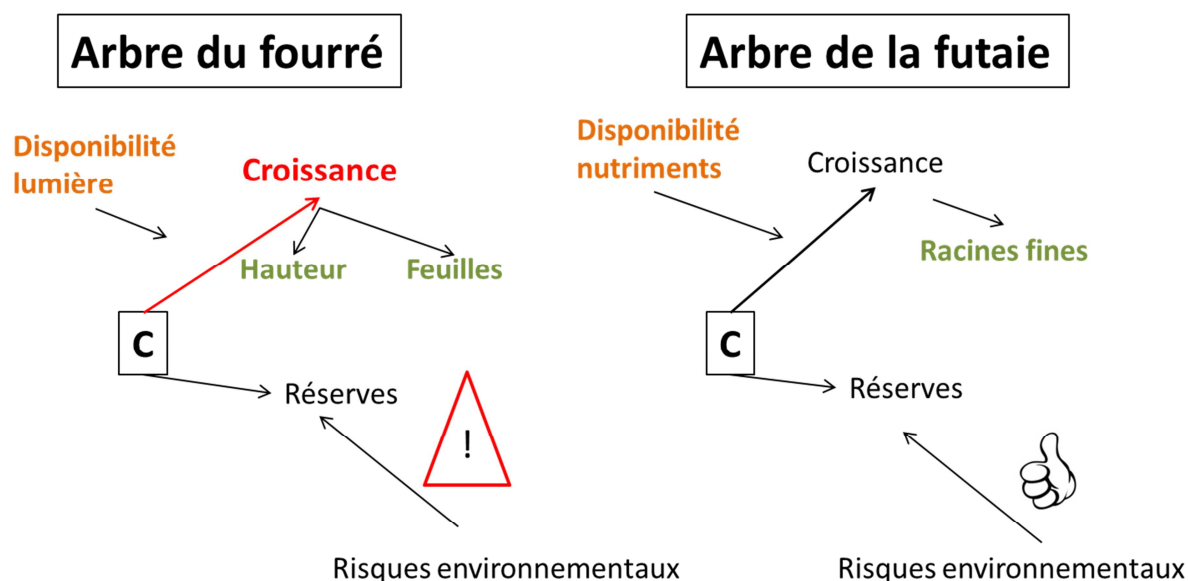


Figure V.2. Différences de stratégie d'allocation du C entre les arbres du fourré et de la futaie.

L'effet de l'âge sur le stockage du C est également caractérisé par une dynamique forte des concentrations en TNC dans les racines moyennes et fines chez les arbres du fourré, non observé chez les arbres du gaulis et de la futaie. Le rôle de stockage du C des racines moyennes et fines disparaîtrait donc au cours du développement de l'arbre. Ceci pourrait témoigner d'une stratégie de stockage local des réserves carbonées, permettant une croissance racinaire rapide au printemps pour fournir les nutriments nécessaires à la croissance aérienne importante en réponse à la compétition pour la lumière chez les jeunes peuplements.

Nous avons montré que le rapport entre la quantité de TNC de l'arbre et sa biomasse vivante restait stable avec le vieillissement de l'arbre (le pourcentage de TNC stocké est d'environ 7 % chez les trois classes d'âge). Ainsi, même si les schémas d'allocation des TNC entre la croissance et le stockage au cours de la saison de végétation diffèrent entre les trois classes d'âge, ce résultat suggère que l'allocation du C au stockage n'augmente pas avec l'âge. Nos résultats semblent alors complémentaires à ceux de Genet *et al.* (2010), qui montrent, à l'échelle du peuplement, une stabilité de l'allocation du C au stockage (en moyenne 15 % du C alloué aux réserves) avec l'âge chez le chêne sessile. Cette allocation semblable aux réserves entre les âges révélerait une nécessité de stocker sous forme de réserve une même part de C pour garantir l'intégrité physiologique de l'arbre au cours de son développement.

Puisque le pourcentage de TNNC stockés au sein de la biomasse vivante est également identique entre les âges dans notre étude, la même hypothèse de stabilité de l'allocation au stockage avec l'âge pour l'équilibre physiologique de la plante peut être appliquée à l'azote.

Enfin, l'étude des dynamiques saisonnières des concentrations en composés de réserve a permis de mettre en évidence que les arbres du fourré sont plus sensibles aux températures froides de par leur faible hauteur, ce qui augmente le risque de gel (l'air froid s'accumulant en strates à proximité du sol). Cela se traduit par une transformation importante de l'amidon en sucres solubles en hiver chez les arbres du fourré pour éviter le gel des cellules.

Cette étude de l'effet de l'âge sur les dynamiques saisonnières des réserves carbonées et azotées doit maintenant être complétée par un suivi à un pas de temps fin sur d'autres organes non étudiés ici, tels que les branches plus âgées, le tronc et les grosses racines.

L'étude de l'évolution avec l'âge de la biomasse et de sa répartition entre les différents organes a permis de montrer que la biomasse vivante de l'arbre et du peuplement augmente avec l'âge chez le chêne sessile. Ce résultat est particulièrement intéressant car aucune expérimentation traitant de l'effet de l'âge sur les biomasses n'a encore été réalisée en considérant la totalité de la biomasse vivante de l'arbre et du peuplement. En effet, les études ne considèrent qu'un ou quelques organes vivants à la fois, comme les branches (King *et al.*, 2007 ; Peichl et Arain, 2007) l'aubier du tronc (Vanninen *et al.*, 1996), les grosses racines (King *et al.*, 2007) ou encore les feuilles (King *et al.*, 2007 ; Zhao *et al.*, 2014). Cependant, dans notre étude, la différence d'âge entre le gaulis et la futaie mature est importante (environ 130 ans). Considérer une nouvelle classe d'âge (vieux perchis ou jeune futaie) serait judicieux pour confirmer les effets de l'âge sur la biomasse vivante de l'arbre et du peuplement mis en évidence par cette étude.

L'ontogénie de l'arbre fait que le tronc est l'organe le plus important en terme de biomasse à tous les âges chez le chêne sessile. En revanche, la répartition de la biomasse vivante entre les autres organes de l'arbre est modifiée au cours du développement. Nous avons notamment montré que la proportion de feuilles au sein de la biomasse vivante diminue avec l'âge, tandis que celle des racines moyennes et fines augmente. L'étude de la répartition de la biomasse vivante de l'arbre est un indicateur de l'allocation des ressources à la production des différents organes. L'allocation des assimilats à la production des différents organes de l'arbre peut être expliquée en partie par les facteurs limitants la croissance, comme la disponibilité en

eau et en nutriments, mais aussi par des facteurs intrinsèques à l'arbre. Le compromis entre l'allocation aux racines et aux parties aériennes peut s'expliquer par la théorie de l'allocation optimale, qui prédit une allocation de la biomasse vers l'organe qui capture la ressource la plus limitante (Davidson, 1969 ; Thornley, 1972 ; Bloom *et al.*, 1985). Il y aurait alors un investissement important de la ressource dans le compartiment photosynthétique aux stades jeunes pour répondre à la demande importante en C pour la croissance, en lien avec la forte compétition pour la ressource lumineuse au sein du peuplement (Figure V.2). L'investissement dans les racines moyennes et fines augmenterait quant à lui avec l'âge pour améliorer l'efficacité d'exploration du sol suite à une diminution supposée de la disponibilité en nutriments du sol avec l'âge du peuplement (Figure V.2). L'évolution de l'importance des feuilles avec l'âge peut également être expliquée par la théorie de la limitation hydraulique (Yoder *et al.*, 1994 ; Ryan et Yoder, 1997) : pour éviter le risque d'embolie avec la hausse de la hauteur de l'arbre, l'arbre réduirait sa surface foliaire totale pour réduire la tension exercée dans la colonne d'eau par la transpiration foliaire. Nos données ne nous permettent toutefois pas de déterminer laquelle de ces deux hypothèses est la plus probable, l'une n'excluant de plus pas l'autre.

Par ailleurs, les plus fortes concentrations en acides aminés observées dans tous les organes échantillonnés chez les arbres de la futaie et la stabilité des concentrations en N foliaire avec l'âge observées dans notre étude suggèrent que les arbres matures ne sont pas limités en azote. Ceci serait le résultat de la plus grande proportion de la biomasse des racines moyennes et fines au sein de la biomasse vivante de l'arbre chez les arbres matures, et d'un plus fort taux de mycorhization, qui permettrait une absorption d'N du sol adéquate. En effet, une augmentation de la longueur des hyphes mycorhiziens (Holden *et al.*, 2013) et une augmentation de la biomasse microbienne rhizosphérique (Zhang *et al.*, 2012) avec le vieillissement de l'arbre ont été mis en évidence chez des espèces sempervirentes.

Bien que ne représentant qu'une faible part de la biomasse vivante de l'arbre, les racines fines jouent un rôle majeur dans le fonctionnement de l'arbre. Nos résultats suggèrent que ce rôle est d'autant plus important que l'arbre est âgé. La production et la respiration des racines fines représentent une part importante de la NPP de l'arbre (Vogt *et al.*, 1996) de par leur « turnover » rapide (Norby *et al.*, 2000). Helmissaari *et al.* (2002) ont mis en évidence que le « turnover » des racines fines augmente avec l'âge chez le pin sylvestre. L'augmentation du renouvellement des racines fines ainsi que la hausse de l'allocation des ressources à leur production avec l'âge sont une des explications probables au déclin de la productivité des

peuplements avec leur vieillissement. En effet, Magnani *et al.* (2000) montrent chez le pin sylvestre, que la diminution de la NPP du peuplement avec l'âge est le résultat conjoint d'une diminution de la surface foliaire et d'une augmentation du C alloué au renouvellement et à la respiration des racines fines.

Pour améliorer les connaissances sur le fonctionnement de l'arbre et des peuplements décidus, il semble indispensable d'étudier les effets de l'âge sur le renouvellement ainsi que le taux de mycorhization des racines fines chez une espèce décidue telle que le chêne sessile. En effet les études des effets de l'âge de l'arbre ou du peuplement sur le « turnover » des racines fines n'ont, à ce jour, été effectuées que chez des espèces de pin (Copeland, 1952 ; Helmisaari *et al.*, 2002), chez des forêts boréales (Yuan et Chen, 2013) ou chez le merisier (*Prunus avium*) (Baddeley et Watson, 2005). De la même manière, les études sur la colonisation par les champignons mycorhiziens ont principalement été réalisées chez des espèces sempervirentes (Blasius et Oberwinkler, 1989 ; Visser, 1995 ; Rao *et al.*, 1997 ; Smith *et al.*, 2002 ; Holden *et al.*, 2013). Cheng *et al.* (2005) ont toutefois étudié le niveau de colonisation avec l'âge chez deux espèces d'arbre à feuilles caduques, l'érable (*Acer saccharum* Marsh.) et le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*). Les tendances liées à l'âge sont très différentes selon l'espèce : la colonisation mycorhizienne diminue avec l'âge chez l'érable, alors qu'elle augmente chez le bouleau. Toutefois, le nombre d'espèces et le type de champignons présents semblent plus dépendre de la disponibilité en nutriments et du substrat que de l'âge de l'arbre (Blasius et Oberwinkler, 1989). Des expérimentations de suivi par endoscopie de la croissance, la phénologie et du renouvellement des racines chez le chêne et le hêtre sont en cours (d'après Genet *et al.*, 2010). Elles permettront dans un premier temps de poser les bases pour une meilleure compréhension des effets des facteurs environnementaux et intrinsèques à l'arbre sur l'allocation du C à la production des racines fines.

A l'échelle de l'arbre comme à celle du peuplement, les quantités de réserves carbonées et azotées au sein de la biomasse vivante augmentent avec l'âge. La capacité de stockage du C et de l'N sous forme de TNC et TNNC de l'arbre et du peuplement augmente ainsi avec l'âge de par l'augmentation de la biomasse vivante des organes ligneux. Les travaux ayant cherché à quantifier les réserves carbonées à l'échelle de l'arbre entier ou du peuplement forestier sont rares (Dietze *et al.*, 2014) et, à notre connaissance, aucune quantification des réserves azotées de l'arbre ou du peuplement n'avait encore été réalisée à ce jour. Notre étude est ainsi la première à traiter des effets de l'âge sur les quantités de réserves carbonées, conjointement à

celles azotées, en considérant l'ensemble des organes de l'arbre. En effet, les travaux de quantification des réserves carbonées pour des chronoséquences de chênes sessiles et de hêtres de Genet *et al.* (2010) négligent les feuilles ainsi que les racines moyennes et fines.

Nous cherchions à savoir si une modification de la répartition des réserves au sein de la biomasse de l'arbre et du peuplement avait lieu avec l'âge. La répartition des réserves carbonées et azotées est principalement expliquée par celle des biomasses. Le tronc stocke ainsi la majorité des TNC et des TNNC de l'arbre et du peuplement, quel que soit l'âge de l'arbre. Les contributions de chaque organe aux quantités de réserves carbonées et azotées de l'arbre estimées dans notre étude sont d'ailleurs cohérentes avec celles des travaux déjà réalisés chez le chêne sessile de 45 ans par Barbaroux (2002) et Valenzuela-Nunez (2006). L'étude d'El Zein (2011) présente en revanche une répartition des TNC très différente de celle mise en évidence dans notre étude, sans que nous puissions toutefois l'expliquer. En effet, chez le chêne sessile âgé de 50 ans, l'aubier du tronc ne présente que 28 % des réserves carbonées de l'arbre en janvier et 29 % en juin. Les grosses racines sont alors l'organe principal de stockage des réserves carbonées (avec respectivement 42 et 45 % des TNC de l'arbre en janvier et en juin) (El Zein, 2011).

Nous montrons toutefois que les concentrations en composés carbonés et azotés ont un effet non négligeable sur la répartition des réserves entre les organes puisque nous avons montré que la répartition des réserves carbonées et azotées pouvait être différente de celle des biomasses vivantes. Par cette étude, nous montrons que l'allocation des TNC au stockage dans les grosses racines augmente avec l'âge de l'arbre. De la même manière, le stockage azoté dans les branches augmenterait progressivement avec l'âge de l'arbre, comme une stratégie de réduction de la distance entre les organes sources et les organes puits avec l'augmentation de la taille de l'arbre. Nous souhaiterions cependant améliorer la quantification des réserves pour valider ces résultats. Pour cela, il semble primordial d'effectuer de nouveaux dosages des TNC et des TNNC, plus particulièrement dans les branches plus âgées ainsi que les grosses racines (pivot) des jeunes arbres.

En résumé, les résultats de cette étude originale ont permis de mettre en évidence des différences fondamentales dans la gestion des ressources en C et en N avec l'âge de l'arbre. Pour permettre l'équilibre entre les fonctionnements carbonés, hydriques et azotés, il existe avec le vieillissement de l'arbre i) des changements d'allocation du C entre les réserves et la croissance au cours de la saison de végétation ; ii) des changements d'allocation de la

ressource entre la production des différents organes pour contrebalancer les effets de la taille de l'arbre sur le transport de l'eau mais aussi répondre aux besoins en nutriments pour la survie de l'arbre ; iii) une modification de la répartition des réserves carbonées et azotées au sein de la biomasse.

Considérer les TNC dans les modèles de croissance de l'arbre et de fonctionnements des écosystèmes forestiers est important pour représenter la réalité physiologique des arbres. Cela permet également de simuler les conséquences du stockage du C sous forme de réserves sur la croissance et la survie de l'arbre (Dietze *et al.*, 2014). Il est cependant rare que le C structural et les TNC soient distingués dans les modèles de croissance individuelle (Le Roux *et al.*, 2001). Ainsi, relativement peu d'études de modélisation ont cherché à évaluer rigoureusement les dynamiques des TNC. De plus, les rôles osmotiques et de tolérance au froid des sucres ne sont généralement pas pris en compte, les sucres solubles et l'amidon n'étant que rarement différenciés (Cropper et Gholz, 1993 ; Retzlaff *et al.*, 1996 ; Kobe, 1997 ; Ogle et Pacala, 2009). Enfin, les modèles développés présentent un nombre très variable de compartiments de réserves : certains distinguent les stocks transitoires des réserves, d'autres distinguent les réserves selon les organes de l'arbre (Dietze *et al.*, 2014, pour synthèse). Il semble donc indispensable d'améliorer la schématisation des processus de formation /remobilisation des réserves carbonées des modèles fonctionnels pour étudier les processus d'allocation et de stockage du C. Ceci est une étape nécessaire pour mieux simuler et prédire les impacts des changements climatiques et des facteurs anthropogéniques sur le développement des peuplements forestiers et leur fonctionnement carboné. Ainsi, nos données sur les dynamiques des TNC, l'évolution de la répartition de la biomasse entre les organes ainsi que des stocks des réserves carbonées avec l'âge sont alors tout à fait pertinentes pour améliorer cette schématisation et étendre les approches de modélisation à plusieurs classes d'âge. Par ailleurs, compte de tenu de l'importance de l'N dans le fonctionnement carboné des arbres, l'amélioration de ces modèles doit également passer par le développement d'un schéma d'allocation de l'N au sein de l'arbre. Ce schéma est en cours de développement pour le modèle CASTANEA, modèle fonctionnel C/eau des peuplements forestiers tempérés, chez le chêne sessile. La dynamique saisonnière des réserves azotées que nous avons mis en évidence dans cette étude ainsi que les estimations des stocks de réserves azotées de l'arbre et du peuplement sont des éléments cruciaux pour la validation de ce schéma d'allocation de l'N.

Bibliographie

- Acker S.A., Halpern C.B., Harmon M.E., Dyrness C.T. (2002).** Trends in bole biomass accumulation, net primary production and tree mortality in *Pseudotsuga menziesii* forests of contrasting age. *Tree Physiology* 22: 213-217.
- Adrian A. (1945).** Barème forestier : cubage des bois., Paris, France.
- Albaugh T.J., Allen H.L., Dougherty P.M., Kress L.W., King J.S. (1998).** Leaf area and above- and belowground growth responses of loblolly pine to nutrient and water additions. *Forest Science* 44: 317-328.
- Améglio T., Alves G., Decourteix M., Poirier M., Bonhome M., Guillot A., Sakr S., Brunel N., Petel G., Rageau R., Cochard H., Julien J.L.J., Lacoïnte A. (2006).** Winter biology in walnut tree: Freezing tolerance by cold acclimation and embolism repair. In: Malvolti M.E., Avanzato D. (Eds.), *Proceedings of the Fifth International Walnut Symposium*. International Society Horticultural Science, Leuven 1, p. 241-249.
- Améglio T., Decourteix M., Alves G., Valentin V., Sakr S., Julien J.L., Petel G., Guillot A., Lacoïnte A. (2004).** Temperature effects on xylem sap osmolarity in walnut trees: evidence for a vitalistic model of winter embolism repair. *Tree Physiology* 24: 785-793.
- Ammer C. (2003).** Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Annals of Forest Science* 60: 163-171.
- Andersen P.C., Brodbeck B.V. (1989).** Temperature and temperature preconditioning on flux and chemical composition of xylem exudate from muscadine grapevines. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 114: 440-444.
- Arora G., Chaturvedi S., Kaushal R., Nain A., Tewari S., Alam N.M., Chaturvedi O.P. (2014).** Growth, biomass, carbon stocks, and sequestration in an age series of *Populus deltoides* plantations in Tarai region of central Himalaya. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 38: 550-560.
- Atkinson C.J. (2000).** Effects of climate change on the behavior of woody perennials. In: Krizek E.S.B.A.a.D.T. (Ed.), *Environmental Pollution and Plant Responses* Lewis Publishers and CRC Press, London, p. 19-32.
- Baddeley J.A., Watson C.A. (2005).** Influences of root diameter, tree age, soil depth and season on fine root survivorship in *Prunus avium*. *Plant and Soil* 276: 15-22.
- Bantan-Polak T., Kassai M., Grant K.B. (2001).** A comparison of fluorescamine and naphthalene-2,3-dicarboxaldehyde fluorogenic reagents for microplate-based detection of amino acids. *Analytical Biochemistry* 297: 128-136.
- Banuelos M.L.G., Moreno L.V., Winzerling J., Orozco J.A., Gardea A.A. (2008).** Winter metabolism in deciduous trees: mechanisms, genes and associated proteins. *Revista Fitotecnia Mexicana* 31: 295-308.
- Barbaroux C. (2002).** Analyse et modélisation des flux de carbone de peuplements forestiers pour la compréhension de la croissance de deux espèces feuillues *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica*. Université Paris XI. Orsay. p 158.
- Barbaroux C., Bréda N. (2002).** Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology* 22: 1201-1210.

- Barbaroux C., Bréda N., Dufrêne E. (2003).** Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist* 157: 605-615.
- Bartelink H.H. (1998).** A model of dry matter partitioning in trees. *Tree Physiology* 18: 91-101.
- Baxter R., Ashenden T.W., Farrar J. (1997).** Effect of elevated carbon dioxide and nutrient status on growth, dry matter partitioning and nutrient content of *Poa alpina* var. *vivipara* L. *Journal of Experimental Botany* 48: 1477-1486.
- Bazot S., Barthes L., Blanot D., Fresneau C. (2013).** Distribution of non-structural nitrogen and carbohydrate compounds in mature oak trees in a temperate forest at four key phenological stages. *Trees-Structure and Function* 27: 1023-1034.
- Becker P., Meinzer F.C., Wullschlegel S.D. (2000).** Hydraulic limitation of tree height: a critique. *Functional Ecology* 14: 4-11.
- Becknell J.M., Powers J.S. (2014).** Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 44: 604-613.
- Berninger F., Coll L., Vanninen P., Makela A., Palmroth S., Nikinmaa E. (2005).** Effects of tree size and position on pipe model ratios in Scots pine. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 35: 1294-1304.
- Binkley D., Stape J.L., Ryan M.G., Barnard H.R., Fownes J. (2002).** Age-related decline in forest ecosystem growth: An individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems* 5: 58-67.
- Blasius D., Oberwinkler F. (1989).** Succession of mycorrhizae - a matter of tree age or stand age. *Annales Des Sciences Forestieres* 46: S758-S761.
- Bloom A.J., Chapin F.S., Mooney H.A. (1985).** Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 363-392.
- Bollmark L., Sennerby-Forsse L., Ericsson T. (1999).** Seasonal dynamics and effects of nitrogen supply rate on nitrogen and carbohydrate reserves in cutting-derived *Salix viminalis* plants. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 29: 85-94.
- Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T., Norman J. (2002).** Leaf area dynamics of a boreal black spruce fire chronosequence. *Tree Physiology* 22: 993-1001.
- Bond B.J. (2000).** Age-related changes in photosynthesis of woody plants. *Trends in Plant Science* 5: 349-353.
- Bouchon J. (Ed), (1974).** Tarifs de cubage. INRA, Nancy, France.
- Bowler J.M., Press M.C. (1996).** Effects of elevated carbon dioxide, nitrogen fonn and concentration on growth and photosynthesis of a fast- and a slow-growing grass. *New Phytologist* 132: 391-401.
- Bradford M. (1976).** A Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72: 248-254.
- Bréda N. (1994).** Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelles ; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie. Université Henry Poincaré. Nancy. p

- Bréda N. (1999).** L'indice foliaire des couverts forestiers : mesure, variabilité et rôle fonctionnel. *Rev. For. Fr.* LI 2: 135-150.
- Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A. (1993).** Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Annales Des Sciences Forestieres* 50: 571-582.
- Bréda N., Granier A. (1996).** Intra- and interannual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). *Annales Des Sciences Forestieres* 53: 521-536.
- Bryant J.P., Heitkonig I., Kuropat P., Owensmith N. (1991).** Effects of severe defoliation on the long term resistance to insect attack and on leaf chemistry in 6 woody species of the southern african savanna. *American Naturalist* 137: 50-63.
- Burkes E.C., Will R.E., Barron-Gafford G.A., Teskey R.O., Shiver B. (2003).** Biomass partitioning and growth efficiency of intensively managed *Pinus taeda* and *Pinus elliottii* stands of different planting densities. *Forest Science* 49: 224-234.
- Cairns M.A., Brown S., Helmer E.H., Baumgardner G.A. (1997).** Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111: 1-11.
- Canham C.D., Berkowitz A.R., Kelly V.R., Lovett G.M., Ollinger S.V., Schnurr J. (1996).** Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 26: 1521-1530.
- Canham C.D., Kobe R.K., Latty E.F., Chazdon R.L. (1999).** Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia* 121: 1-11.
- Cansev A., Gulen H., Eris A. (2009).** Cold-hardiness of olive (*Olea europaea* L.) cultivars in cold-acclimated and non-acclimated stages: seasonal alteration of antioxidative enzymes and dehydrin-like proteins. *Journal of Agricultural Science* 147: 51-61.
- Cerasoli S. (2002).** Partição e mobilização do carbono e do azoto no sobreiro (*Quercus suber* L.). Doutoramento em Engenharia Florestal. Universidade técnica de Lisboa. Lisboa. p 96.
- Cerasoli S., Maillard P., Scartazza A., Brugnoli E., Chaves M.M., Pereira J.S. (2004).** Carbon and nitrogen winter storage and remobilisation during seasonal flush growth in two-year-old cork oak (*Quercus suber* L.) saplings. *Annals of Forest Science* 61: 721-729.
- Cerovic Z.G., Masdoumier G., Ben Ghazlen N., Latouche G. (2012).** A new optical leaf-clip meter for simultaneous non-destructive assessment of leaf chlorophyll and epidermal flavonoids. *Physiologia Plantarum* 146: 251-260.
- Ceulemans R., Mousseau M. (1994).** Tansley review no 71 - Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytologist* 127: 425-446.
- Chapin F.S., Schulze E.D., Mooney H.A. (1990).** The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 423-447.
- Chaves M.M. (1991).** Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42: 1-16.
- Chemidlin-Prevost-Bouré N. (2008).** Les respirations autotrophe et hétérotrophe du sol dans une chênaie tempérée. Université Paris-Sud. Orsay. p 220 + annexes.
- Cheng L.L., Fuchigami L.H. (2002).** Growth of young apple trees in relation to reserve nitrogen and carbohydrates. *Tree Physiology* 22: 1297-1303.

- Cheng S., Widden P., Messier C. (2005).** Light and tree size influence belowground development in yellow birch and sugar maple. *Plant and Soil* 270: 321-330.
- Chiba Y. (1998).** Architectural analysis of relationship between biomass and basal area based on pipe model theory. *Ecological Modelling* 108: 219-225.
- Choi S.T., Park D.S., Hong K.P. (2011).** Status of nitrogenous and carbohydrate compounds as affected by nitrogen fertigation rates in young persimmon trees. *Scientia Horticulturae* 130: 354-356.
- Chuine I., Cour P. (1999).** Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytologist* 143: 339-349.
- Ciais P., Reichstein M., Viovy N., Granier A., Ogee J., Allard V., Aubinet M., Buchmann N., Bernhofer C., Carrara A., Chevallier F., De Noblet N., Friend A.D., Friedlingstein P., Grunwald T., Heinesch B., Keronen P., Knohl A., Krinner G., Loustau D., Manca G., Matteucci G., Miglietta F., Ourcival J.M., Papale D., Pilegaard K., Rambal S., Seufert G., Soussana J.F., Sanz M.J., Schulze E.D., Vesala T., Valentini R. (2005).** Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437: 529-533.
- Close T.J. (1996).** Dehydrins: Emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiologia Plantarum* 97: 795-803.
- Cochard H., Breda N., Granier A., Aussenac G. (1992).** Vulnerability to air-embolism of 3 european oak species (*Quercus-petraea* (matt) Liebl, *Quercus-pubescens* willd, *Quercus-robur* L). *Annales Des Sciences Forestieres* 49: 225-233.
- Cointat M. (1959).** Observations sur la foliaison du hêtre. *Revue Forestière Française* 3: 214-217.
- Coleman G.D., Englert J.M., Chen T.H.H., Fuchigami L.H. (1993).** Physiological and environmental requirements for poplar (*Populus deltoides*) bark storage protein degradation. *Plant Physiology* 102: 53-59.
- Coleman J.S., Rochefort L., Bazzaz F.A., Woodward F.I. (1991).** Atmospheric CO₂, plant nitrogen status and the susceptibility of plants to an acute increase in temperature. *Plant Cell and Environment* 14: 667-674.
- Conroy J.P. (1992).** Influence of elevated atmospheric CO₂ concentration on plant nutrition. *Aust. J. Bot.* 40: 445-456.
- Cooke J.E.K., Weih M. (2005).** Nitrogen storage and seasonal nitrogen cycling in *Populus*: bridging molecular physiology and ecophysiology. *New Phytologist* 167: 19-30.
- Coomes D.A., Allen R.B. (2007).** Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology* 95: 1084-1097.
- Copeland O.L. (1952).** Root mortality of shortleaf and loblolly pine in relation to soils and littleleaf disease. *J. Forest.* 50: 21-25.
- Copenhaver P.E., Tinker D.B. (2014).** Stand density and age affect tree-level structural and functional characteristics of young, postfire lodgepole pine in Yellowstone National Park. *Forest Ecology and Management* 320: 138-148.
- Cox S.E., Stushnoff C. (2001).** Temperature-related shifts in soluble carbohydrate content during dormancy and cold acclimation in *Populus tremuloides*. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 31: 730-737.

- Cropper W.P., Gholz H.L. (1993).** Simulation of the carbon dynamics of a Florida slash pine plantation. *Ecological Modelling* 66: 231-249.
- Cruiziat P., Améglio T., Cochard H. (2001).** La cavitation: un mécanisme perturbant la circulation de l'eau chez les végétaux. *Mec. Ind.* 2: 289-298.
- D'Amato A.W., Puettmann K.J. (2004).** The relative dominance hypothesis explains interaction dynamics in mixed species *Alnus rubra/Pseudotsuga menziesii* stands. *Journal of Ecology* 92: 450-463.
- Damesin C. (2003).** Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica*: from the seasonal pattern to an annual balance. *New Phytologist* 158: 465-475.
- Damesin C., Lelarge C. (2003).** Carbon isotope composition of current-year shoots from *Fagus sylvatica* in relation to growth, respiration and use of reserves. *Plant Cell and Environment* 26: 207-219.
- Davi H., Barbaroux C., Dufrene E., Francois C., Montpied P., Brea N., Badeck F. (2008).** Modelling leaf mass per area in forest canopy as affected by prevailing radiation conditions. *Ecological Modelling* 211: 339-349.
- Davidson R.L. (1969).** Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Ann. Bot.* 33: 561-569.
- Day M.E., Greenwood M.S., Diaz-Sala C. (2002).** Age- and size-related trends in woody plant shoot development: regulatory pathways and evidence for genetic control. *Tree Physiology* 22: 507-513.
- Deleuze C. (1996).** Pour une dendrométrie fonctionnelle : essai sur l'intégration de connaissances écophysiologiques dans les modèles de production ligneuse. Université Claude Bernard. Lyon I. p 235 + annexes.
- Delpech R., Dumé G., Galmiche P. (1985).** Typologie des stations forestières. Vocabulaire. Ministère de l'Agriculture. Direction des Forêts. Institut pour le Développement Forestier. 243.
- Den Hertog J., Stulen I., Posthumus F., Poorter H. (1998).** Interactive effects of growth limiting N supply and elevated atmospheric CO₂ concentration on growth and carbon balance of *Plantago major*. *Physiologia Plantarum* 103: 451-460.
- Denne M.P., Atkinson C.J. (1987).** Reactivation of vessel expansion in relation to budbreak in sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 17: 1166-1174.
- Dhôte J.F., de Hercé E. (1994).** Un modèle hyperbolique pour l'ajustement de faisceaux de courbes hauteur-diamètre. *Can. J. For. Res* 24 (9): 1782-1790.
- Dick E.J. (1984).** Estimating the wood volume of standing trees in forestry practice. Uitvoerige verslagen, Wageningen.
- Dickson R.E. (1989).** Carbon and nitrogen allocation in trees. *Annales Des Sciences Forestieres* 46: S631-S647.
- Dietze M.C., Sala A., Carbone M.S., Czimczik C.I., Mantooth J.A., Richardson A.D., Vargas R. (2014).** Nonstructural Carbon in Woody Plants. *Annual Review of Plant Biology* 65: 667-687.
- Differt J. (2001).** Phénologie des espèces arborées. Synthèse bibliographique. Analyse des données du Réseau national de Suivi à long terme des Écosystèmes forestiers

- (RENECOFOR). Rapport scientifique. UMR ENGREF-INRA - LERFOB. Nancy. 97 + annexes.
- Dolezal J., Mazurek P., Klimesova J. (2010).** Oak decline in southern Moravia: the association between climate change and early and late wood formation in oaks. *Preslia* 82: 289-306.
- Donovan L.A., Ehleringer J.R. (1992).** Constrasting water use patterns among size and life history classes of a semiarid shrub. *Functional Ecology* 6: 482-488.
- Drake J.E., Raetz L.M., Davis S.C., DeLucia E.H. (2010).** Hydraulic limitation not declining nitrogen availability causes the age-related photosynthetic decline in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Plant Cell and Environment* 33: 1756-1766.
- Dubroca E. (1983).** Evolution saisonnière des réserves dans un taillis de châtaigniers, *Castanea sativa* Mill., avant et après coupe. Université Paris Sud. Orsay. p 209 p + annexes.
- Duchaufour P. (1950).** L'humus forestier et les facteurs de sa décomposition. Ecole nationale du génie rural, des eaux et des forêts. Nancy.
- Ducousso A., Guyon J.-P., Krémer A. (1996).** Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt) Liebl). *Annales Des Sciences Forestieres* 53: 775-782.
- Dufrêne E., Bréda N. (1995).** Estimation of deciduous forest leaf area index using direct and indirect methods. *Oecologia* 104: 156-162.
- Dyckmans J., Flessa H. (2002).** Influence of tree internal nitrogen reserves on the response of beech (*Fagus sylvatica*) trees to elevated atmospheric carbon dioxide concentration. *Tree Physiology* 22: 41-49.
- Eamus D., Jarvis P.G. (1989).** The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Advances in Ecological Research* 19: 1-55.
- El Zein R. (2011).** Dynamiques saisonnières des réserves carbonées et azotées chez le chêne sessile (*Quercus petraea*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*) adultes. Université de Nancy 1. Nancy. p 164.
- El Zein R., Breda N., Gerant D., Zeller B., Maillard P. (2011a).** Nitrogen sources for current-year shoot growth in 50-year-old sessile oak trees: an in situ N-15 labeling approach. *Tree Physiology* 31: 1390-1400.
- El Zein R., Maillard P., Breda N., Marchand J., Montpied P., Gerant D. (2011b).** Seasonal changes of C and N non-structural compounds in the stem sapwood of adult sessile oak and beech trees. *Tree Physiology* 31: 843-854.
- Evans J.R. (1989).** Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78: 9-19.
- FAO (2007).** State of the World's Forests 2007. Food and Agriculture Organization of the United Nations. p. 144.
- FAO (2010).** Evaluation des ressources forestières mondiales. Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture. Rome. 348.
- Fédoroff E. (1990).** Etude préalable à l'aménagement de la forêt domaniale de Barbeau (Seine et Marne). Université Paris Sud. Orsay. 48.
- Feirer R.P., Conkey J.H., Verhagen S.A. (1989).** Triglycerides in embryogenic conifer calli - A comparison with zygotic embryos. *Plant Cell Reports* 8: 207-209.

- Ferrario-Mery S., Thibaud M.C., Betsche T., Valadier M.H., Foyer C.H. (1997).** Modulation of carbon and nitrogen metabolism, and of nitrate reductase, in untransformed and transformed *Nicotiana plumbaginifolia* during CO₂ enrichment of plants grown in pots and in hydroponic culture. *Planta* 202: 510-521.
- Ferrario S., Foyer C.H., Morot-Gaudry J.F. (2001).** Co-ordination between nitrogen photosynthetic and respiratory metabolism. Nitrogen assimilation by plants. *Agriculture, Biology & Environmental Sciences*, p. 269-283
- Fichtner K., Quick W.P., Schulze E.D., Mooney H.A., Rodermel S.R., Bogorad L., Stitt M. (1993).** Decreased ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase in transgenic tobacco transformed with 'antisens' rbcS. V. Relationship between photosynthetic rate, storage strategy, biomass allocation and vegetative plant growth at three different nitrogen supplies. *Planta* 190: 1-9.
- Field C.B., Mooney H.A. (1986).** The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish T.J. (Ed.), *Response of Plants to Multiple Stresses*. Cambridge University Press, p. 25-55.
- Finer L., Helmisaari H.S., Lohmus K., Majdi H., Brunner I., Borja I., Eldhuset T., Godbold D., Grebenc T., Konopka B., Kraigher H., Mottonen M.R., Ohashi M., Oleksyn J., Ostonen I., Uri V., Vanguelova E. (2007).** Variation in fine root biomass of three European tree species: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Biosystems* 141: 394-405.
- Fischer C., Holl W. (1991).** Food reserves of scots pine (*Pinus sylvestris* L.). 1. Seasonal changes in the carbohydrate and fat reserves of pine needles. *Trees-Structure and Function* 5: 187-195.
- Fischer C., Holl W. (1992).** Food reserves of scots pine (*Pinus sylvestris* L.). 2. Seasonal changes and radial distribution of carbohydrate and fat reserves in pine wood. *Trees-Structure and Function* 6: 147-155.
- Fontanel J.L. (1978).** Etude des influences climatiques sur les potentialités de la production forestière. Mémoire - INRA de Champenoux- Centre National de Recherches Forestières.
- Galloway J., Cowling E., Kessler E. (2002).** Reactive nitrogen. *Ambio* 31: 59-59.
- Galoux A., Schnock G., Grulois J. (1967).** La variabilité phénologique et les conditions climatiques. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* 100: 309-314.
- Gansert D., Sprick W. (1998).** Storage and mobilization of nonstructural carbohydrates and biomass development of beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.) under different light regimes. *Trees-Structure and Function* 12: 247-257.
- Garrote G., Dominguez H., Parajo J.C. (1999).** Hydrothermal processing of lignocellulosic materials. *Holz Als Roh-Und Werkstoff* 57: 191-202.
- Gebbing T., Schnyder H., Kuhbauch W. (1998).** Carbon mobilization in shoot parts and roots of wheat during grain filling: assessment by C-13/C-12 steady-state labelling, growth analysis and balance sheets of reserves. *Plant Cell and Environment* 21: 301-313.
- Geiger M., Haake V., Ludewig F., Sonnewald U., Stitt M. (1999).** The nitrate and ammonium nitrate supply have a major influence on the response of photosynthesis, carbon metabolism, nitrogen metabolism and growth to elevated carbon dioxide in tobacco. *Plant Cell and Environment* 22: 1177-1199.

- Genet H., Breda N., Dufrene E. (2010).** Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach. *Tree Physiology* 30: 177-192.
- Gessler A., Rennenberg H., Keitel C. (2004).** Stable isotope composition of organic compounds transported in the phloem of European beech - Evaluation of different methods of phloem sap collection and assessment of gradients in carbon isotope composition during leaf-to-stem transport. *Plant Biology* 6: 721-729.
- Gessler A., Schultze M., Schrempp S., Rennenberg H. (1998).** Interaction of phloem-translocated amino compounds with nitrate net uptake by the roots of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings. *Journal of Experimental Botany* 49: 1529-1537.
- Gilson A., Barthes L., Delpierre N., Dufrene E., Fresneau C., Bazot S. (2014).** Seasonal changes in carbon and nitrogen compound concentrations in a *Quercus petraea* chronosequence. *Tree Physiology* 34: 716-729.
- Giordani T., Natali L., D'Ercole A., Pugliesi C., Fambrini M., Vernieri P., Vitagliano C., Cavallini A. (1999).** Expression of a dehydrin gene during embryo development and drought stress in ABA-deficient mutants of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Molecular Biology* 39: 739-748.
- Givnish T.J. (1986).** Optimal stomatal conductance, allocation of energy between leaves and roots, and the marginal cost of transpiration. In: Givnish T.J. (Ed.), *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 171-213.
- Gomez L., Faurobert M. (2002).** Contribution of vegetative storage proteins to seasonal nitrogen variations in the young shoots of peach trees (*Prunus persica* L. Batsch). *Journal of Experimental Botany* 53: 2431-2439.
- Gower S.T., McMurtrie R.E., Murty D. (1996).** Aboveground net primary production decline with stand age: Potential causes. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 378-382.
- Gower S.T., Vogt K.A., Grier C.C. (1992).** Carbon dynamics of rocky-mountain douglas fir - Influence of water and nutrient availability. *Ecological Monographs* 62: 43-65.
- Granier A., Reichstein M., Breda N., Janssens I.A., Falge E., Ciais P., Grunwald T., Aubinet M., Berbigier P., Bernhofer C., Buchmann N., Facini O., Grassi G., Heinesch B., Ilvesniemi H., Keronen P., Knohl A., Kostner B., Lagergren F., Lindroth A., Longdoz B., Loustau D., Mateus J., Montagnani L., Nys C., Moors E., Papale D., Peiffer M., Pilegaard K., Pita G., Pumpanen J., Rambal S., Rebmann C., Rodrigues A., Seufert G., Tenhunen J., Vesala I., Wang Q. (2007).** Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and Forest Meteorology* 143: 123-145.
- Grassi G., Millard P., Wendler R., Minotta G., Tagliavini M. (2002).** Measurement of xylem sap amino acid concentrations in conjunction with whole tree transpiration estimates spring N remobilization by cherry (*Prunus avium* L.) trees. *Plant Cell and Environment* 25: 1689-1699.
- Grulke N.E., Retzlaff W.A. (2001).** Changes in physiological attributes of ponderosa pine from seedling to mature tree. *Tree Physiology* 21: 275-286.
- Guak S., Neilsen D., Millard P., Wendler R., Neilsen G.H. (2003).** Determining the role of N remobilization for growth of apple (*Malus domestica* Borkh.) trees by measuring xylem-sap N flux. *Journal of Experimental Botany* 54: 2121-2131.

- Hamilton G.J., Christie J.M. (Eds.), (1971).** Forest management tables (metric).
- Han Q., Kabeya D., Iio A., Kakubari Y. (2008).** Mastings in *Fagus crenata* and its influence on the nitrogen content and dry mass of winter buds. *Tree Physiology* 28: 1269-1276.
- Hansen J., Vogg G., Beck E. (1996).** Assimilation, allocation and utilization of carbon by 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L) trees during winter and early spring. *Trees-Structure and Function* 11: 83-90.
- Hao W., Arora R., Yadav A.K., Joshee N. (2009).** Freezing Tolerance and Cold Acclimation in Guava (*Psidium guajava* L.). *Hortscience* 44: 1258-1266.
- Hara T., Kimura M., Kikuzawa K. (1991).** Growth patterns of tree height and stem diameter in populations of *Abies veitchii*, *A. mariesii* and *Betula ermanii*. *Journal of Ecology* 79: 1085-1098.
- Harley J.L., Smith S.E. (1983).** Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, Toronto.
- Haynes B.E., Gower S.T. (1995).** Belowground carbon allocation in unfertilized and fertilized red pine plantations in northern Wisconsin. *Tree Physiology* 15: 317-325.
- Helmisaari H.S., Makkonen K., Kellomäki S., Valtanen E., Malkonen E. (2002).** Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest Ecology and Management* 165: 317-326.
- Hemery G.E., Savill P.S., Pryor S.N. (2005).** Applications of the crown diameter-stem diameter relationship for different species of broadleaved trees. *Forest Ecology and Management* 215: 285-294.
- Hemming J.D.C., Lindroth R.L. (1999).** Effects of light and nutrient availability on aspen: Growth, phytochemistry, and insect performance. *Journal of Chemical Ecology* 25: 1687-1714.
- Hirel B., Gallais A. (2006).** Rubisco synthesis, turnover and degradation: some new thoughts on an old problem. *New Phytologist* 169: 445-448.
- Hoch G. (2007).** Cell wall hemicelluloses as mobile carbon stores in non-reproductive plant tissues. *Functional Ecology* 21: 823-834.
- Hoch G., Popp M., Korner C. (2002).** Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos* 98: 361-374.
- Hoch G., Richter A., Korner C. (2003).** Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant Cell and Environment* 26: 1067-1081.
- Hofstra R., Lanting L., De Visser R. (1985).** Metabolism of *Urtica dioica* as dependent on the supply of mineral nutrients. *Physiologia Plantarum* 63: 13-18.
- Holden S.R., Gutierrez A., Treseder K.K. (2013).** Changes in Soil Fungal Communities, Extracellular Enzyme Activities, and Litter Decomposition Across a Fire Chronosequence in Alaskan Boreal Forests. *Ecosystems* 16: 34-46.
- Höll W. (1997).** Storage and mobilization of carbohydrates and lipids. In: H. Rennenberg W.E.a.H.Z. (Ed.), *Trees- Contributions to Modern Tree Physiology*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, p. 197-211.
- Holmgaard E. (1955).** Tree-ring analyses of Danish forest trees. *Det fortlise Forsogsvaesen* 22: 1-246.
- Hörtensteiner S., Feller U. (2002).** Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. *Journal of Experimental Botany* 53: 927-937.

- Hubbard R.M., Bond B.J., Ryan M.G. (1999).** Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology* 19: 165-172.
- Huet S., Forgeard F., Nys C. (2004).** Above- and belowground distribution of dry matter and carbon biomass of Atlantic beech (*Fagus sylvatica* L.) in a time sequence. *Annals of Forest Science* 61: 683-694.
- Hungate B.A., Dukes J.S., Shaw M.R., Luo Y.Q., Field C.B. (2003).** Nitrogen and climate change. *Science* 302: 1512-1513.
- Ingram J., Bartels D. (1996).** The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47: 377-403.
- Inventaire forestier national (2012).** <http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/> 2012 date last accessed).
- IPCC (2007).** Climate change 2007: Synthesis report. Cambridge University Press. 55.
- IPPC (2013).** Climate Change 2013: The Physical Science Basis Cambridge University Press. 1535.
- Jarret P. (2004).** Chênaie atlantique. Guide des sylvicultures. ONF, Paris.
- Jarvis P.G., McNaughton K.G. (1986).** Stomatal control of transpiration scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research* 15: 1-49.
- Jelonek T., Pazdrowski W., Arasimowicz M., Tomczak A., Walkowiak R., Szaban J. (2008).** The applicability of the Pipe Model Theory in trees of Scots pine of Poland. *Journal of forest science* 54: 519-531.
- Johnson R.H., Young B.L., Alstad D.N. (1997).** Responses of ponderosa pine growth and volatile terpene concentrations to manipulation of soil water and sunlight availability. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 27: 1794-1804.
- Jordan M.O., Wendler R., Millard P. (2012).** Autumnal N storage determines the spring growth, N uptake and N internal cycling of young peach trees. *Trees-Structure and Function* 26: 393-404.
- Joslin J.D., Wolfe M.H., Hanson P.J. (2001).** Factors controlling the timing of root elongation intensity in a mature upland oak stand. *Plant and Soil* 228: 201-212.
- Kang S.M., Ko K.C., Titus J.S. (1982).** Mobilization and metabolism of protein and soluble nitrogen during spring growth of apple trees. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 107: 209-213.
- Kantola A., Makela A. (2006).** Development of biomass proportions in Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.). *Trees-Structure and Function* 20: 111-121.
- Kershaw J.A. (2001).** Reply. Influence of vertical foliage structure on the distribution of stem cross-sectional area increment in western hemlock and balsam fir. *For. Sci* 47: 117-118.
- Keyes M.R., Grier C.C. (1981).** Above-ground and below-ground net production in 40-year-old douglas fir stands on low and high productivity sites. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 11: 599-605.
- King D.A. (1990).** The adaptive significance of tree height. *American Naturalist* 135: 809-828.
- King J.S., Giardina C.P., Pregitzer K.S., Friend A.L. (2007).** Biomass partitioning in red pine (*Pinus resinosa*) along a chronosequence in the Upper Peninsula of Michigan. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 37: 93-102.
- Kira T., Shidei T. (1967).** Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Japanese Journal of Ecology* 17: 70-87.

- Kitamura K., Kobayashi M., Kawahara T. (2007).** Age structure of wind-felled canopy trees for Siebold's beech (*Fagus crenata*) in the northernmost population in Karibayama, Hokkaido. *J For Res* 12: 467-472.
- Kobe R.K. (1997).** Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos* 80: 226-233.
- Kobe R.K., Pacala S.W., Silander J.A., Canham C.D. (1995).** Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* 5: 517-532.
- Koch G.W., Sillett S.C., Jennings G.M., Stephen D.D. (2004).** The limits to tree height. *Nature* 428: 851-854.
- Koricheva J., Larsson S., Haukioja E., Keinanen M. (1998).** Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis. *Oikos* 83: 212-226.
- Kovac M., Kregar I. (1989).** Starch metabolism in silver fir seeds during germination. *Plant Physiology and Biochemistry* 27: 873-880.
- Kozlowski T.T. (1992).** Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *Botanical Review* 58: 107-222.
- Kozlowski T.T., Pallardy S.G. (1997).** *Physiology of Woody Plants* (2nd Eds.). Academic Press, San Diego.
- Kozlowski T.T., Pallardy S.G. (2002).** Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Botanical Review* 68: 270-334.
- Kramer K. (1995).** Phenotypic plasticity of the phenology of 7 european tree species in relation to climatic warming. *Plant Cell and Environment* 18: 93-104.
- Kramer P.J. (1964).** The role of water in wood formation. In: M.H. H.E.Z. (Ed.), *The formation of wood in forest trees*, Symposium April 1963. Academic Press, New York, p. 519-532.
- Kramer P.J., Kozlowski T.T. (1979).** *Physiology of woody plants*. Academic Press, London.
- Krasowski M.J., Owens J.N. (1993).** Ultrastructural and histochemical postfertilization megagametophyte and zygotic embryo development of white spruce (*Picea glauca*) emphasizing the deposition of seed storage products. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 71: 98-112.
- Krupa S.V. (2003).** Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: a review. *Environmental Pollution* 124: 179-221.
- Lachaud S. (1989).** Participation of auxin and abscisic acid in the regulation of seasonal variations in cambial activity and xylogenesis. *Trees-Structure and Function* 3: 125-137.
- Lachaud S., Bonnemain J.L. (1981).** Xylogenesis of arborescent dicotyledons. 1. Modalities of cambial reactivation and xylogenesis in older beech and oak. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 59: 1222-1230.
- Lacointe A. (2000).** Carbon allocation among tree organs: A review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science* 57: 521-533.
- Landhausser S.M., Lieffers V.J. (2012).** Defoliation increases risk of carbon starvation in root systems of mature aspen. *Trees-Structure and Function* 26: 653-661.
- Langheinrich U., Tischner R. (1991).** Vegetative Storage Proteins in Poplar : Induction and Characterization of a 32- and a 36-Kilodalton Polypeptide. *Plant Physiol.* 97: 1017-1025.

- Lanier L. (1994).** Précis de sylviculture. 2ème éd. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts. Nancy. 477.
- Lavarenne-Allary S. (1965).** Recherches sur la croissance des bourgeons de chêne et de quelques autres espèces ligneuses. Annales des Sciences Forestières 22: 1-203.
- Le Dantec V. (2000).** Modélisation des échanges carbonés et hydriques dans un écosystème forestier : un modèle couplé sol-plante. Université Paris XI. Orsay. p 142.
- Le Maire G. (2005).** Détermination du bilan de carbone de la forêt de Fontainebleau : apport de la télédétection pour la spatialisation des paramètres d'entrée. Université Paris-Sud. Orsay. p 201 (+annexes).
- Le Roux X., Lacoite A., Escobar-Gutierrez A., Le Dizes S. (2001).** Carbon-based models of individual tree growth: A critical appraisal. Annals of Forest Science 58: 469-506.
- Lebourgeois F., Breda N., Ulrich E., Granier A. (2005).** Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees-Structure and Function 19: 385-401.
- Lebourgeois F., Pierrat J.C., Perez V., Piedallu C., Cecchini S., Ulrich E. (2008).** Déterminisme de la phénologie des forêts tempérées françaises : Etude sur les peuplements du RENECOFOR. Revue Forestière Française 60 (3): 323-343.
- Little C.H.A., Savidge R.A. (1987).** The role of plant growth regulators in forest tree cambial growth. Plant Growth Regulation 6: 137-169.
- Litton C.M., Ryan M.G., Tinker D.B., Knight D.H. (2003).** Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forests of contrasting tree density. Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For. 33: 351-363.
- Louis J., Genet H., Meyer S., Soudani K., Montpied P., Legout A., Dreyer E., Cerovic Z.G., Dufrene E. (2012).** Tree age-related effects on sun acclimated leaves in a chronosequence of beech (*Fagus sylvatica*) stands. Functional Plant Biology 39: 323-331.
- Ludovici K.H., Allen H.L., Albaugh T.J., Dougherty P.M. (2002).** The influence of nutrient and water availability on carbohydrate storage in loblolly pine. Forest Ecology and Management 159: 261-270.
- MacDonald J.A., Dise N.B., Matzner E., Armbruster M., Gundersen P., Forsius M. (2002).** Nitrogen input together with ecosystem nitrogen enrichment predict nitrate leaching from European forests. Global Change Biology 8: 1028-1033.
- Machado J.L., Reich P.B. (2006).** Dark respiration rate increases with plant size in saplings of three temperate tree species despite decreasing tissue nitrogen and nonstructural carbohydrates. Tree Physiology 26: 915-923.
- Magnani F., Mencuccini M., Grace J. (2000).** Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. Plant Cell and Environment 23: 251-263.
- Makela A., Albrektson A. (1992).** An Analysis of the Relationship between Foliage Biomass and Crown Surface Area in *Pinus sylvestris* in Sweden. Scand. J. Forest Res. 7: 297-307.
- Makela A., Vanninen P. (2001).** Vertical structure of Scots pine crowns in different age and size classes. Trees-Structure and Function 15: 385-392.
- Malaguti D., Millard P., Wendler R., Hepburn A., Tagliavini M. (2001).** Translocation of amino acids in the xylem of apple (*Malus domestica* Borkh.) trees in spring as a consequence of both N remobilization and root uptake. Journal of Experimental Botany 52: 1665-1671.

- Marmann P., Wendler R., Millard P., Heilmeyer H. (1997).** Nitrogen storage and remobilization in ash (*Fraxinus excelsior*) under field and laboratory conditions. *Trees-Structure and Function* 11: 298-305.
- Martins-Louçao M.A., Cruz C. (1999).** Role of nitrogen source in carbon balance. In: HS Srivastava R.S., Eds (Ed.), Nitrogen nutrition and plant growth. Oxford & IBH publishing Co. Pvt. Ltd, New Delhi, p. 231-282.
- Matsuura K., Tanabe K., Tamura F., Itai A. (2001).** Storage and translocation of C-13-photosynthates from 'Masui daufine' fig (*Ficus carica* L.) leaves administered (CO₂)-C-13 in autumn. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 70: 66-71.
- Mattson N.S., Lieth J.H., Kim W.S. (2008).** Temporal dynamics of nutrient and carbohydrate distribution during crop cycles of *Rosa* spp. 'Kardinal' in response to light availability. *Scientia Horticulturae* 118: 246-254.
- McCarthy M.C., Enquist B.J. (2007).** Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology* 21: 713-720.
- McDonald E.P., Kruger E.L., Riemenschneider D.E., Isebrands J.G. (2002).** Competitive status influences tree-growth responses to elevated CO₂ and O₃ in aggrading aspen stands. *Functional Ecology* 16: 792-801.
- McDowell N., Barnard H., Bond B.J., Hinckley T., Hubbard R.M., Ishii H., Kostner B., Magnani F., Marshall J.D., Meinzer F.C., Phillips N., Ryan M.G., Whitehead D. (2002).** The relationship between tree height and leaf area: sapwood area ratio. *Oecologia* 132: 12-20.
- Mencuccini M., Grace J. (1995).** Climate influences the leaf area sapwood area ration in scots pine. *Tree Physiology* 15: 1-10.
- Mencuccini M., Grace J. (1996).** Developmental patterns of above-ground hydraulic conductance in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L) age sequence. *Plant Cell and Environment* 19: 939-948.
- Merchant A., Tausz M., Arndt S.K., Adams M.A. (2006).** Cyclitols and carbohydrates in leaves and roots of 13 Eucalyptus species suggest contrasting physiological responses to water deficit. *Plant Cell and Environment* 29: 2017-2029.
- Meyer S., Cerovic Z.G., Goulas Y., Montpied P., Demotes-Mainard S., Bidel L.P.R., Moya I., Dreyer E. (2006).** Relationships between optically assessed polyphenols and chlorophyll contents, and leaf mass per area ratio in woody plants: a signature of the carbon-nitrogen balance within leaves? *Plant Cell and Environment* 29: 1338-1348.
- Michelot A., Simard S., Rathgeber C., Dufrene E., Damesin C. (2012).** Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiology* 32: 1033-1045.
- Millard P. (1988).** The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. *Plant Cell and Environment* 11: 1-8.
- Millard P. (1994).** Measurement of the remobilization of nitrogen for spring leaf growth of trees under field conditions. *Tree Physiology* 14: 1049-1054.
- Millard P. (1996).** Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth. *Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde* 159: 1-10.

- Millard P., Grelet G.A. (2010).** Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiology* 30: 1083-1095.
- Millard P., Hester A., Wendler R., Baillie G. (2001).** Interspecific defoliation responses of trees depend on sites of winter nitrogen storage. *Functional Ecology* 15: 535-543.
- Millard P., Proe M.F. (1991).** Leaf demography and the seasonal internal cycling of nitrogen in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) seedlings in relation to nitrogen supply. *New Phytologist* 117: 587-596.
- Millard P., Proe M.F. (1993).** Nitrogen uptake, partitioning and internal cycling in *Picea sitchensis* (Bong) carr as influenced by nitrogen supply. *New Phytologist* 125: 113-119.
- Millard P., Sommerkorn M., Grelet G.A. (2007).** Environmental change and carbon limitation in trees: a biochemical, ecophysiological and ecosystem appraisal. *New Phytologist* 175: 11-28.
- Millard P., Thomson C.M. (1989).** The effect of the autumn senescence of leaves on the internal cycling of nitrogen for the spring growth of apple trees. *Journal of Experimental Botany* 40: 1285-1289.
- Millard P., Wendler R., Grassi G., Grelet G.A., Tagliavini M. (2006).** Translocation of nitrogen in the xylem of field-grown cherry and poplar trees during remobilization. *Tree Physiology* 26: 527-536.
- Millard P., Wendler R., Hepburn A., Smith A. (1998).** Variations in the amino acid composition of xylem sap of *Betula pendula* Roth. trees due to remobilization of stored N in the spring. *Plant Cell and Environment* 21: 715-722.
- Millett J., Millard P., Hester A.J., McDonald A.J.S. (2005).** Do competition and herbivory alter the internal nitrogen dynamics of birch saplings? *New Phytologist* 168: 413-422.
- Monks A., Kelly D. (2006).** Testing the resource-matching hypothesis in the mast seeding tree *Nothofagus truncata* (Fagaceae). *Austral Ecology* 31: 366-375.
- Monsi M., Saeki T. (1953).** Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany* 14: 22-52.
- Morin X., Ameglio T., Ahas R., Kurz-Besson C., Lanta V., Lebourgeois F., Miglietta F., Chuine I. (2007).** Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiology* 27: 817-825.
- Morot-Gaudry J.-F. (1997).** Assimilation de l'azote chez les plantes. Aspects physiologique, biochimique et moléculaire. INRA, Paris.
- Morote F.A.G., Serrano F.R.L., Andres M., Rubio E., Jimenez J.L.G., de las Heras J. (2012).** Allometries, biomass stocks and biomass allocation in the thermophilic Spanish juniper woodlands of Southern Spain. *Forest Ecology and Management* 270: 85-93.
- Morrison I.M. (1980).** Hemicellulosic contamination of acid detergent residues and their replacement by cellulose residues in cell wall analysis. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 31: 639-645.
- Murty D., McMurtrie R.E. (2000).** The decline of forest productivity as stands age: a model-based method for analysing causes for the decline. *Ecological Modelling* 134: 185-205.
- Murty D., McMurtrie R.E., Ryan M.G. (1996).** Declining forest productivity in aging forest stands: A modeling analysis of alternative hypotheses. *Tree Physiology* 16: 187-200.

- Naidu S.L., DeLucia E.H., Thomas R.B. (1998).** Contrasting patterns of biomass allocation in dominant and suppressed loblolly pine. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 28: 1116-1124.
- Nambiar E.K.S., Fife D.N. (1987).** Growth and nutrient retranslocation in needles of radiata pine in relation to nitrogen supply. *Annals of Botany* 60: 147-156.
- Neilsen D., Millard P., Herbert L.C., Neilsen G.H., Hogue E.J., Parchomchuk P., Zebarth B.J. (2001).** Remobilization and uptake of N by newly planted apple (*Malus domestica*) trees in response to irrigation method and timing of N application. *Tree Physiology* 21: 513-521.
- Nelson E.A., Dickson R.E. (1981).** Accumulation of food reserves in cottonwood stems during dormancy induction. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 11: 145-154.
- Niinemets U. (2002).** Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology* 22: 515-535.
- Norby R., Fitter A., Jackson R. (2000).** Root dynamics and global change: An ecosystem perspective. *New Phytologist* 147: 1-2.
- Ogle K., Pacala S.W. (2009).** A modeling framework for inferring tree growth and allocation from physiological, morphological and allometric traits. *Tree Physiology* 29: 587-605.
- Ogren E. (1997).** Relationship between temperature, respiratory loss of sugar and premature dehardening in dormant Scots pine seedlings. *Tree Physiology* 17: 47-51.
- Ogren E. (2000).** Maintenance respiration correlates with sugar but not nitrogen concentration in dormant plants. *Physiologia Plantarum* 108: 295-299.
- Oliver C.D., Larson B.C. (1990).** Forest stand dynamics. McGraw-Hill, New York.
- Ovington J.D. (1957).** Dry matter production by *Pinus sylvestris* L. *Ann. of Bot. N.S.* 21: 277-314.
- Palacio S., Hester A.J., Maestro M., Millard P. (2008).** Browsed *Betula pubescens* trees are not carbon-limited. *Functional Ecology* 22: 808-815.
- Pan Y.D., Birdsey R.A., Fang J.Y., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., Phillips O.L., Shvidenko A., Lewis S.L., Canadell J.G., Ciais P., Jackson R.B., Pacala S.W., McGuire A.D., Piao S.L., Rautiainen A., Sitch S., Hayes D. (2011).** A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333: 988-993.
- Payette S., Rochefort L. (2001).** Ecologie des tourbières du Québec-Labrador. Les Presses de l'Université Laval, Québec.
- Peichl M., Arain M.A. (2007).** Allometry and partitioning of above- and belowground tree biomass in an age-sequence of white pine forests. *Forest Ecology and Management* 253: 68-80.
- Peumans W.J., Vandamme E.J.M. (1995).** Lectins as plant defense proteins. *Plant Physiology* 109: 347-352.
- Phillips N., Bond B.J., McDowell N.G., Ryan M.G. (2002).** Canopy and hydraulic conductance in young, mature and old Douglas-fir trees. *Tree Physiology* 22: 205-211.
- Phipps R. (1982).** Comments on Interpretation on Climatic Information from Tree Rings, Eastern North America *Tree-Ring Bulletin* 42: 11-22.

- Piovesan G., Adams J.M. (2001).** Masting behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 79: 1039-1047.
- Piper F.I., Fajardo A. (2011).** No evidence of carbon limitation with tree age and height in *Nothofagus pumilio* under Mediterranean and temperate climate conditions. *Annals of Botany* 108: 907-917.
- Ponti F., Minotta G., Cantoni L., Bagnaresi U. (2004).** Fine root dynamics of pedunculate oak and narrow-leaved ash in a mixed-hardwood plantation in clay soils. *Plant and Soil* 259: 39-49.
- Poorter H., VanBerkel Y., Baxter R., DenHertog J., Dijkstra P., Gifford R.M., Griffin K.L., Roumet C., Roy J., Wong S.C. (1997).** The effect of elevated CO₂ on the chemical composition and construction costs of leaves of 27 C-3 species. *Plant Cell and Environment* 20: 472-482.
- Quartieri M., Millard P., Tagliavini M. (2002).** Storage and remobilisation of nitrogen by pear (*Pyrus communis* L.) trees as affected by timing of N supply. *European Journal of Agronomy* 17: 105-110.
- Rameau J., Mansion D., Dume G. (1989).** Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 : Plaines et collines. Institut pour le développement forestier, Paris.
- Rao C.S., Sharma G.D., Shukla A.K. (1997).** Distribution of ectomycorrhizal fungi in pure stands of different age groups of *Pinus kesiya*. *Canadian Journal of Microbiology* 43: 85-91.
- Read D.J. (1991).** Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47: 376-391.
- Real-time monitoring of Barbeau forest (2013).** Barbeau a forestry field station. <http://max2.ese.u-psud.fr/SiteBarbeau/realtime.html> (2013, October 9 date last accessed).
- Reed D.D., Mroz G.D., Liechty H.O., Jones E.A., Cattellino P.J., Balster N.J., Zhang Y. (1995).** Aboveground and belowground biomass of precompetitive red pine in northern Michigan. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 25: 1064-1069.
- Reich P.B. (2000).** Do tall trees scale physiological heights? *Trends in Ecology & Evolution* 15: 41-42.
- Repo T., Mononen K., Alvila L., Pakkanen T.T., Hanninen H. (2008).** Cold acclimation of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) at its northernmost distribution range. *Environmental and Experimental Botany* 63: 59-70.
- Retzlaff W.A., Weinstein D.A., Laurence J.A., Gollands B. (1996).** Simulated root dynamics of a 160-year-old sugar maple (*Acer saccharum* Marsh) tree with and without ozone exposure using the TREGRO model. *Tree Physiology* 16: 915-921.
- Richardson A.D., Carbone M.S., Keenan T.F., Czimczik C.I., Hollinger D.Y., Murakami P., Schaberg P.G., Xu X.M. (2013).** Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist* 197: 850-861.
- Roberntz P., Linder S. (1999).** Effects of long-term CO₂ enrichment and nutrient availability in Norway spruce. II. Foliar chemistry. *Trees-Structure and Function* 14: 17-27.
- Robert M., Saugier B. (2003).** Contribution of terrestrial ecosystems to carbon sequestration. *Comptes Rendus Geoscience* 335: 577-595.
- Roberton M., Chandler P.M. (1992).** PEA DEHYDRINS - IDENTIFICATION, CHARACTERIZATION AND EXPRESSION. *Plant Molecular Biology* 19: 1031-1044.

- Ross S.D., Webber J.E., Pharis R.P., Owens J.N. (1985).** Interaction between gibberellin A4/7 and root pruning on the reproductive and vegetative process in Douglas-fir. I. Effects on flowering. *Can. J. For. Res.* 15: 341-347.
- Ruffy T.W., Huber S.C., Volk R.J. (1988).** Alterations in leaf carbohydrate metabolism in response to nitrogen stress. *Plant Physiology* 88: 725-730.
- Ryan M.G., Binkley D., Fownes J.H. (1997).** Age-related decline in forest productivity: Pattern and process. In: Begon M., Fitter A.H. (Eds.), *Advances in Ecological Research*, Vol 27, p. 213-262.
- Ryan M.G., Binkley D., Fownes J.H., Giardina C.P., Senock R.S. (2004).** An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecological Monographs* 74: 393-414.
- Ryan M.G., Waring R.H. (1992).** Maintenance respiration and stand development in a sub-alpine lodgepole pine forest. *Ecology* 73: 2100-2108.
- Ryan M.G., Yoder B.J. (1997).** Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience* 47: 235-242.
- Sabine C.L., Heimann M., Artaxo P., Bakker D., Chen C.-T.A., Field C.B., Gruber N., Le Quéré C., Prinn R.G., Richey J.E., Lankao P.R., Sathaye J., Valentini R. (2004).** Current status and past trends of the global carbon cycle. In: Field C.B.a.R., M.R. (eds) (Ed.), *The Global Carbon Cycle: Integrating Humans, Climate, and the Natural World*. Scope 62. Island Press, Washington, p. 17-44.
- Sakai A. (1962).** Mechanism of protective action of sugars against frost injury in plant cells. *Nature* 193: 89-90.
- Sakai A., Larcher W. (1987).** Frost survival of plants. *Ecol. Studies* 62: 1-340.
- Sala A., Hoch G. (2009).** Height-related growth declines in ponderosa pine are not due to carbon limitation. *Plant Cell and Environment* 32: 22-30.
- Sala A., Woodruff D.R., Meinzer F.C. (2012).** Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology* 32: 764-775.
- Saliendra N.Z., Sperry J.S., Comstock J.P. (1995).** Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*. *Planta* 196: 357-366.
- Santantonio D. (1989).** Dry-matter partitioning and fine-root production in forests-new approaches to a difficult problem. In: Landsberg E.J.S.P.a.J.J. (Ed.), *Biomass Production. Fast-Growing Trees*, p. 57-72.
- Saranpää P., Holl W. (1989).** Soluble carbohydrates of *Pinus sylvestris* L. sapwood and heartwood. *Trees-Structure and Function* 3: 138-143.
- Sass-Klaassen U., Sabajo C.R., den Ouden J. (2011).** Vessel formation in relation to leaf phenology in pedunculate oak and European ash. *Dendrochronologia* 29: 171-175.
- Satomura T., Hashimoto Y., Koizumi H., Nakane K., Horikoshi T. (2006).** Seasonal patterns of fine root demography in a cool-temperate deciduous forest in central Japan. *Ecological Research* 21: 741-753.
- Saugier B. (1999).** Bilan carboné des écosystèmes forestiers. *Revue forestière française* 51 (2): 239-253.
- Saugier B., Roy J. (2001).** Estimations of global terrestrial productivity: converging towards a single number? , *Global terrestrial productivity: past, present and future*. In: J. Roy H.A.M.,

- & B. Saugier (eds) (Ed.), Terrestrial Global Productivity. Academic Press, New York, USA, p. 543-557.
- Sauter J.J. (1983).** Efflux and reabsorption of sugars in the xylem. 2. Seasonal changes in sucrose uptake in *Salix*. Zeitschrift Fur Pflanzenphysiologie 111: 429-440.
- Sauter J.J. (1988a).** Seasonal changes in the efflux of sugars from parenchyma cells into the apoplast in poplar stems (*Populus x canadensis* "robusta"). Trees-Structure and Function 2: 242-249.
- Sauter J.J. (1988b).** Temperature induced changes in starch and sugars in the stem of *Populus x canadensis robusta*. Journal of Plant Physiology 132: 608-612.
- Sauter J.J., Kloth S. (1986).** Plasmodesmatal frequency and radial translocation rates in ray cells of poplar (*Populus x canadensis* Moench *robusta*). Planta 168: 377-380.
- Sauter J.J., Vancleve B. (1994).** Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat in the ray storage tissue of poplar trees. Trees-Structure and Function 8: 297-304.
- Sauter J.J., Vancleve B., Wellenkamp S. (1989).** Ultrastructural and biochemical results on the localization and distribution of storage proteins in a poplar tree and in twigs of the other tree species. Holzforschung 43: 1-6.
- Sauter J.J., Wellenkamp S. (1998).** Seasonal changes in content of starch, protein and sugars in the twig wood of *Salix caprea* L. Holzforschung 52: 255-262.
- Schadel C., Blochl A., Richter A., Hoch G. (2009).** Short-term dynamics of nonstructural carbohydrates and hemicelluloses in young branches of temperate forest trees during bud break. Tree Physiology 29: 901-911.
- Schaller K., Lbhnertz O., Geiben R., Breit N. (1989).** N-Stoffwechsel von Reben. I. N- and Arginindynamik im Holzsrper der Sorte Miiller-Thurgau im Verlaufe einer Vegetationsperiode. Wein-Wiss 44: 91-101.
- Schleppi P., Morier I., Providoli I. (2006).** Saturation en azote et lessivage de nitrate dans une forêt subalpine soumise pendant 10 ans à des dépôts d'azote expérimentalement accrus. Bull. Soc. Suisse Pédol 29: 15-20.
- Schoettle A.W. (1994).** Influence of tree size on shoot structure and physiology of *Pinus contorta* and *Pinus aristata*. Tree Physiology 14: 1055-1068.
- Schrader S., Sauter J.J. (2002).** Seasonal changes of sucrose-phosphate synthase and sucrose synthase activities in poplar wood (*Populus x canadensis* robusta) and their possible role in carbohydrate metabolism. Journal of Plant Physiology 159: 833-843.
- Scolow R. (1999).** Nitrogen managment and the future of food. Proceeding of the national academy of Science of the United States of America 96: 6001-6008.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. (1964a).** A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. Japanese Journal of Ecology: 133-139.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. (1964b).** A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. I. Basic analyses. Japanese Journal of Ecology 14: 97-105.
- Simard M., Lecomte N., Bergeron Y., Bernier P.Y., Pare D. (2007).** Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. Ecological Applications 17: 1619-1637.

- Siminovitch D., Briggs D.R. (1953).** Studies on the chemistry of the living bark of the black locust tree in relation to frost hardiness. 4. Effects of ringing on translocation, protein synthesis and the development of hardiness. *Plant Physiology* 28: 177-200.
- Sinnott E.W. (1918).** Factors determining character and distribution of food reserves in woody plants. *Botanical Gazette* 66: 162-175.
- Smith J.E., Molina R., Huso M.M.P., Luoma D.L., McKay D., Castellano M.A., Lebel T., Valachovic Y. (2002).** Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, USA. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 80: 186-204.
- Smithwick E.A.H., Eissenstat D.M., Lovett G.M., Bowden R.D., Rustad L.E., Driscoll C.T. (2013).** Root stress and nitrogen deposition: consequences and research priorities. *New Phytologist* 197: 712-719.
- Spann T.M., Beede R.H., Dejong T.M. (2008).** Seasonal carbohydrate storage and mobilization in bearing and non-bearing pistachio (*Pistacia vera*) trees. *Tree Physiology* 28: 207-213.
- Sperry J.S., Alder N.N., Eastlack S.E. (1993).** The effect of reduced hydraulic conductance on stomatal conductance and xylem cavitation. *Journal of Experimental Botany* 44: 1075-1082.
- Staswick P.E. (1994).** Storage proteins of vegetative plant tissue. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45: 303-322.
- Stepien V., Sauter J.J., Martin F. (1994).** Vegetative storage proteins in woody plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 32: 185-192.
- Stevens G.C., Perkins A.L. (1992).** The branching habits and life history of woody plants. *American Naturalist* 139: 267-275.
- Stitt M., Krapp A. (1999).** The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: the physiological and molecular background. *Plant Cell and Environment* 22: 583-621.
- Stitt M., Lilley R.M., Gerhardt R., Heldt H.W. (1989).** Metabolite levels in specific cells and subcellular compartments of plant-leaves. *Methods in Enzymology* 174: 518-552.
- Sun J.X., Sun X.F., Sun R.C., Su Y.Q. (2004).** Fractional extraction and structural characterization of sugarcane bagasse hemicelluloses. *Carbohydrate Polymers* 56: 195 -204.
- Tagliavini M., Millard P., Quartieri M. (1998).** Storage of foliar-absorbed nitrogen and remobilization for spring growth in young nectarine (*Prunus persica* var. *nectarina*) trees. *Tree Physiology* 18: 203-207.
- Tagliavini M., Quartieri M., Millard P. (1997).** Remobilised nitrogen and root uptake of nitrate for spring leaf growth, flowers and developing fruits of pear (*Pyrus communis* L.) trees. *Plant and Soil* 195: 137-142.
- Tamm C.O. (1991).** Nitrogen in Terrestrial Ecosystems. Questions of Productivity, Vegetational Changes, and Ecosystem Stability. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin.
- Taylor A.M., Gartner B.L., Morrell J.J. (2002).** Heartwood formation and natural durability - A review. *Wood and Fiber Science* 34: 587-611.
- Taylor B.K. (1967).** Nitrogen nutrition of peach tree. I. seasonal changes in nitrogenous constituents in mature trees. *Australian Journal of Biological Sciences* 20: 379-388.

- Terziev N., Boutelje J., Larsson K. (1997).** Seasonal fluctuations of low-molecular-weight sugars, starch and nitrogen in sapwood of *Pinus sylvestris* L. Scand. J. Forest Res. 12: 216-224.
- Thimonier A., Dupouey J.L., Bost F., Becker M. (1994).** Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in northeast France. New Phytologist 126: 533-539.
- Thomas S.C., Winner W.E. (2002).** Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. Tree Physiology 22: 117-127.
- Thornley J.H.M. (1972).** A balanced quantitative model for root:shoot ratios in vegetative plants. Ann. Bot. 36: 431-441.
- Thwe A.A., Vercambre G., Gautier H., Pages L., Jourdan C., Gay F., Kasemsap P. (2013).** Dynamic shoot and root growth at different developmental stages of tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.) under acute ozone stress. Scientia Horticulturae 150: 317-325.
- Titus J.S. (1989).** Nitrogen recycling in the apple (*Malus domestica* Borkh.). Annales Des Sciences Forestieres 46: S654-S659.
- Titus J.S., Kang S.M. (1982).** Nitrogen metabolism, translocation, and recycling in apple trees. Hort. Rev. 4: 204-246.
- Tomescu A. (1957).** Fazele periodice de vegetatie in anul 1954. Ann. hist. Cercetari Silvice 18: 47-76.
- Trethewey R.N., Smith A.M. (2000).** Starch metabolism in leaves. In: RC Leegood T.S., S von Caemmerer (Ed.), Advances in Photosynthesis: Physiology and Metabolism. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, p. 205-231.
- Tromp J. (1983).** Nutrient reserves in roots of fruit-trees, in particular carbohydrates and nitrogen. Plant and Soil 71: 401-413.
- Tyree M.T., Ewers F.W. (1991).** The hydraulic architecture of trees and other woody-plants. New Phytologist 119: 345-360.
- Uemura M., Warren G., Steponkus P.L. (2003).** Freezing sensitivity in the sfr4 mutant of Arabidopsis is due to low sugar content and is manifested by loss of osmotic responsiveness. Plant Physiology 131: 1800-1807.
- Valenzuela Nunez L.M. (2006).** Comparaison interspécifique de la dynamique saisonnière de composés azotés et carbonés chez le chêne sessile (*Quercus petraea* Matt. Liebl.), le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) et le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) aux stades juvéniles et adultes : effet de la défoliation et de la lumière sur la gestion des réserves. Université de Nancy 1. Nancy. p 142.
- Valenzuela Nunez L.M.V., Gerant D., Maillard P., Breda N., Cervantes G.G., Cohen I.S. (2011).** Evidence for a 26kDa vegetative storage protein in the stem sapwood of mature pedunculate oak. Interciencia 36: 142-147.
- Vallet P., Dhote J.F., Le Moguedec G., Ravart M., Pignard G. (2006).** Development of total aboveground volume equations for seven important forest tree species in France. Forest Ecology and Management 229: 98-110.
- Vancleve B., Apel K. (1993).** Induction by nitrogen and low-temperature of storage-protein synthesis in poplar trees exposed to long days. Planta 189: 157-160.
- Vande Walle I., Mussche S., Samson R., Lust N., Lemeur R. (2001).** The above- and belowground carbon pools of two mixed deciduous forest stands located in East-Flanders (Belgium). Annals of Forest Science 58: 507-517.

- Vanninen P., Makela A. (1999).** Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland. *Tree Physiology* 19: 823-830.
- Vanninen P., Ylitalo H., Sievanen R., Makela A. (1996).** Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L). *Trees-Structure and Function* 10: 231-238.
- Varik M., Aosaar J., Ostonen I., Lohmus K., Uri V. (2013).** Carbon and nitrogen accumulation in belowground tree biomass in a chronosequence of silver birch stands. *Forest Ecology and Management* 302: 62-70.
- Visser S. (1995).** Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. *New Phytologist* 129: 389-401.
- Vitasse Y., Delzon S., Bresson C.C., Michalet R., Kremer A. (2009).** Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 39: 1259-1269.
- Vitousek P.M., Matson P.A., Vancleve K. (1989).** Nitrogen availability and nitrification during succession -primary, secondary, and old-field series. *Plant and Soil* 115: 229-239.
- Vizoso S. (2004).** Effets combinés de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ et du niveau de fertilisation azotée sur la gestion du carbone et de l'azote chez le chêne pédonculé (*Quercus robur*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*). Université de Nancy 1. Nancy. p 122.
- Vogt K.A., Moore E.E., Vogt D.J., Redlin M.J., Edmonds R.L. (1983).** Conifer fine root and mycorrhizal root biomass within the forest floors of douglas-fir stands of different ages and site productivities. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 13: 429-437.
- Vogt K.A., Vogt D.J., Boon P., Covich A., Scatena F.N., Asbjornsen H., Ohara J.L., Perez J., Siccama T.G., Bloomfield J., Ranciato J.F. (1996).** Litter dynamics along stream, riparian and upslope areas following Hurricane Hugo, Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 28: 458-470.
- Wanner L.A., Junttila O. (1999).** Cold-induced freezing tolerance in Arabidopsis. *Plant Physiology* 120: 391-399.
- Waring R.H., Schlesinger W.H. (1985).** Forest ecosystems: concepts and management. Academic Press, Orlando.
- Wetzel S., Demmers C., Greenwood J.S. (1989).** Seasonally fluctuating bark proteins are a potential form of nitrogen storage in 3 temperate hardwoods. *Planta* 178: 275-281.
- Willaume M., Pages L. (2006).** How periodic growth pattern and source/sink relations affect root growth in oak tree seedlings. *Journal of Experimental Botany* 57: 815-826.
- Williams A.P., Allen C.D., Macalady A.K., Griffin D., Woodhouse C.A., Meko D.M., Swetnam T.W., Rauscher S.A., Seager R., Grissino-Mayer H.D., Dean J.S., Cook E.R., Gangodagamage C., Cai M., McDowell N.G. (2013).** Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change* 3: 292-297.
- Williams M.W., Raese J.T. (1974).** Sorbitol in tracheal sap of apple as related to temperature. *Physiologia Plantarum* 30: 49-52.
- Witt W., Sauter J.J. (1994).** Starch metabolism in poplar wood ray cells during spring mobilization and summer deposition. *Physiologia Plantarum* 92: 9-16.
- Wurth M.K.R., Pelaez-Riedl S., Wright S.J., Korner C. (2005).** Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia* 143: 11-24.

- Xu C.Y., Turnbull M.H., Tissue D.T., Lewis J.D., Carson R., Schuster W.S.F., Whitehead D., Walcroft A.S., Li J.B., Griffin K.L. (2012).** Age-related decline of stand biomass accumulation is primarily due to mortality and not to reduction in NPP associated with individual tree physiology, tree growth or stand structure in a *Quercus*-dominated forest. *Journal of Ecology* 100: 428-440.
- Yoda K., Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. (1965).** Estimation of the total amount of respiration in woody organs of trees and forest communities. *Journal of Biology* 16: 15-26.
- Yoder B.J., Ryan M.G., Waring R.H., Schoettle A.W., Kaufmann M.R. (1994).** Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *Forest Science* 40: 513-527.
- Yuan Z.Y., Chen H.Y.H. (2013).** Effects of Disturbance on Fine Root Dynamics in the Boreal Forests of Northern Ontario, Canada. *Ecosystems* 16: 467-477.
- Zapata C. (1998).** Suivi pluriannuel de la mise en place et de la mobilisation des réserves carbonées et azotées chez deux cépages de vigne (*Vitis vinifera* L.) présentant une sensibilité différente à la coulure. Institut National Agronomique Paris-Grignon. p 106.
- Zhang B.L., Archbold D.D. (1993).** Water relations of a *Fragaria chiloensis* and a *F. virginiana* selection during and after water deficit stress. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 118: 274-279.
- Zhang C., Liu G.B., Xue S., Zhang C.S. (2012).** Rhizosphere soil microbial properties on abandoned croplands in the Loess Plateau, China during vegetation succession. *European Journal of Soil Biology* 50: 127-136.
- Zhao J., Kang F., Wang L., Yu X., Zhao W. (2014).** Patterns of Biomass and Carbon Distribution across a Chronosequence of Chinese Pine (*Pinus tabulaeformis*) Forests. *Plos One* 9: e94966.
- Zianis D., Muukkonen P., Mäkipää R., Mencuccini M. (2005).** Biomass and Stem Volume Equations for Tree Species in Europe. *Silva Fennica Monographs* 4: 63.
- Zweifel R., Zimmermann L., Zeugin F., Newbery D.M. (2006).** Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany* 57: 1445-1459.

Annexes

Annexe 1 – Dynamiques saisonnières des principaux traits foliaires

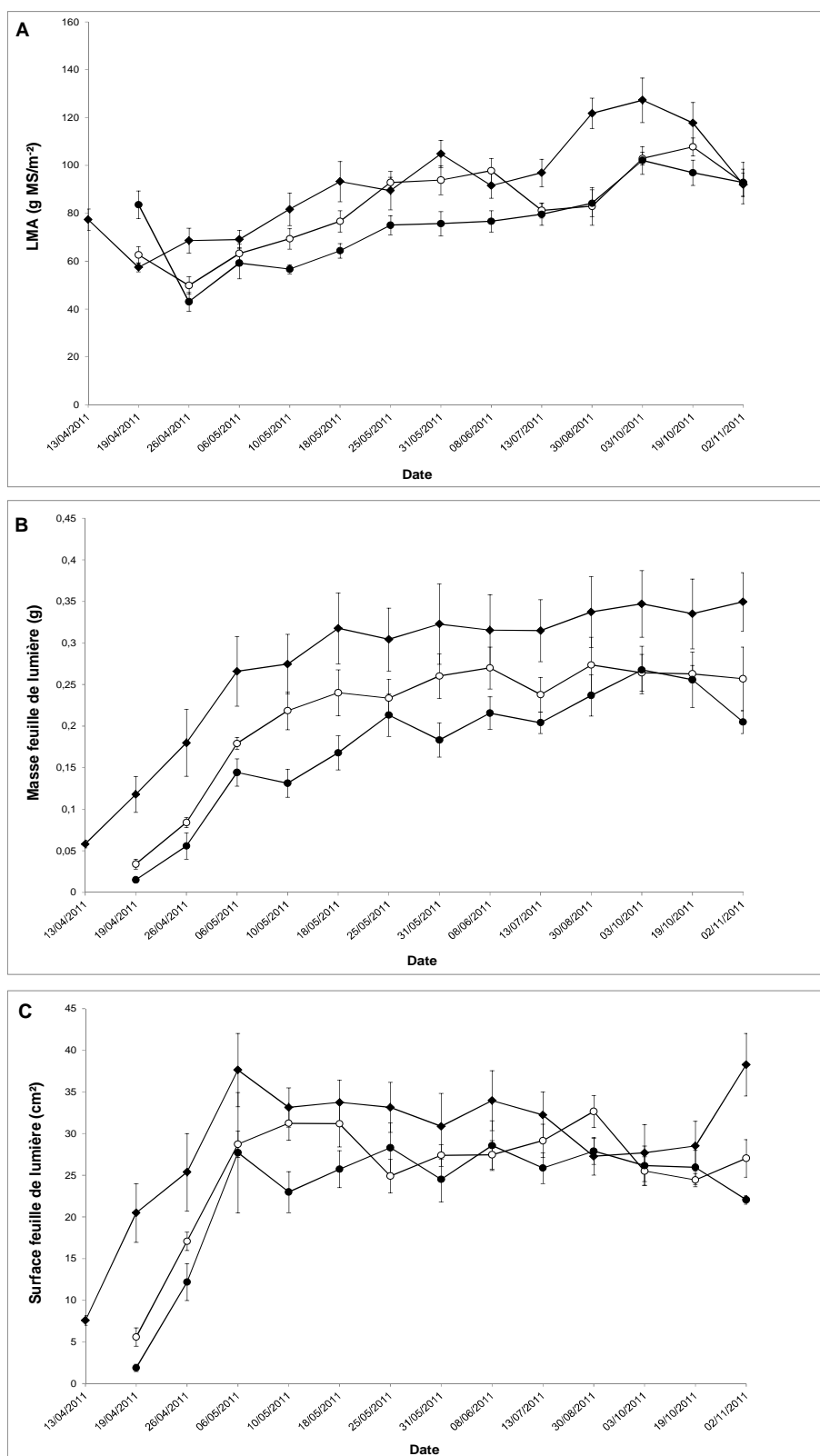


Figure A.1. LMA moyen (A), masse moyenne d'une feuille de lumière (B) et surface moyenne d'une feuille de lumière (C) pour les arbres du fourré (rond noir), du gaulis (rond blanc) et de la futaie (losange noir). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 11 arbres).

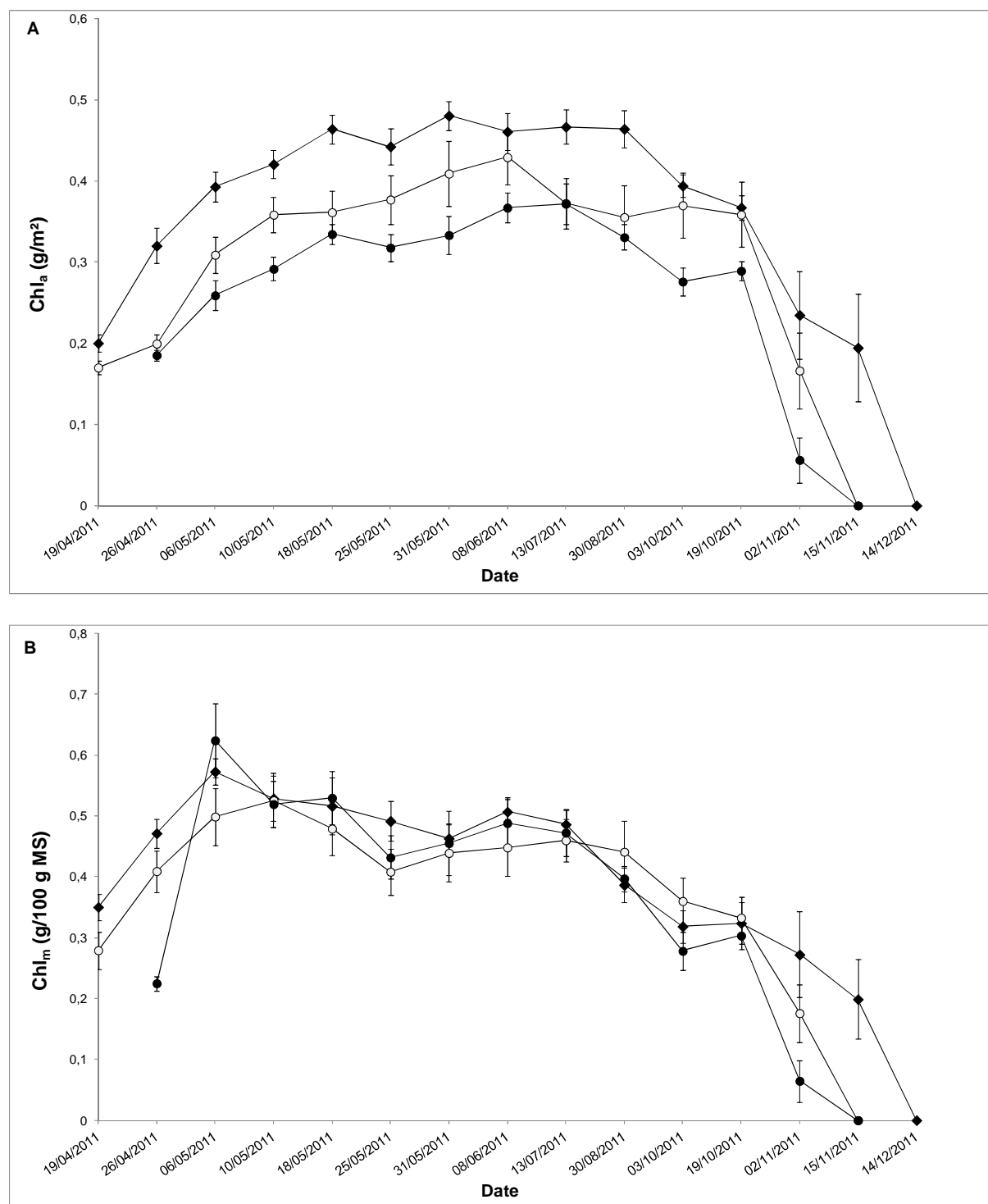


Figure A.2. Teneurs surfacique (A) et massique (B) en chlorophylle foliaire pour les arbres du fourré (rond noir), du gaulis (rond blanc) et de la futaie (losange noir). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6 arbres).

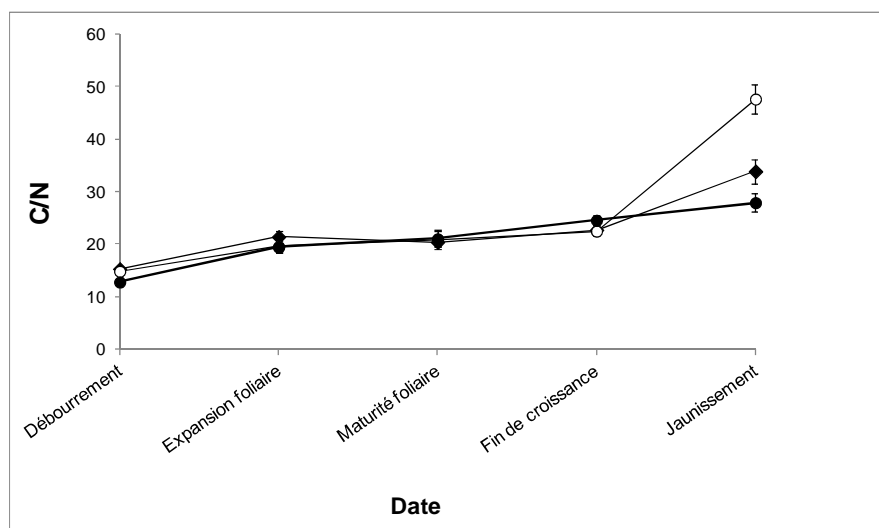


Figure A.3. Rapport C/N foliaire pour les arbres du fourré (rond noir), du gaulis (rond blanc) et de la futaie (losange noir). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6 arbres).

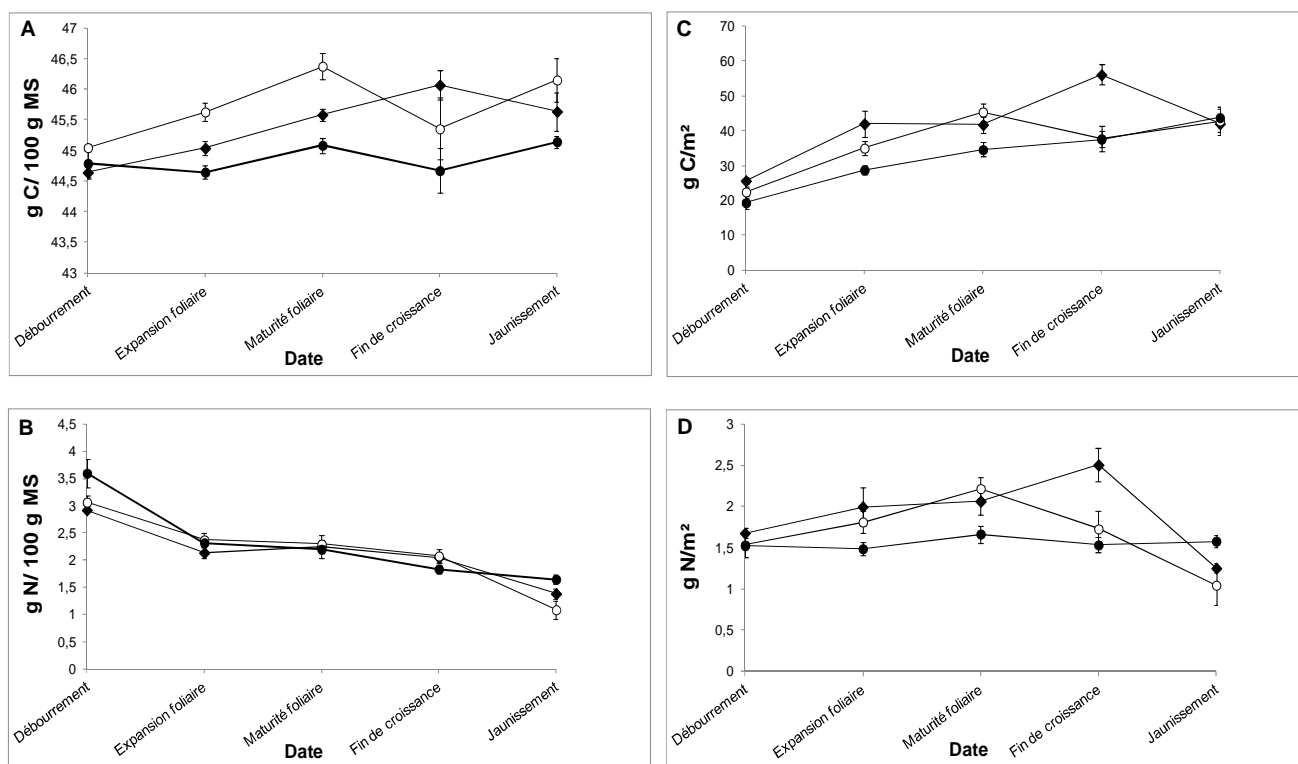


Figure A.4. Teneurs massiques en carbone (A) et en azote (B), et teneurs surfaciques en carbone (C) et en azote (D) des feuilles pour les arbres du fourré (rond noir), du gaulis (rond blanc) et de la futaie (losange noir). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6 arbres).

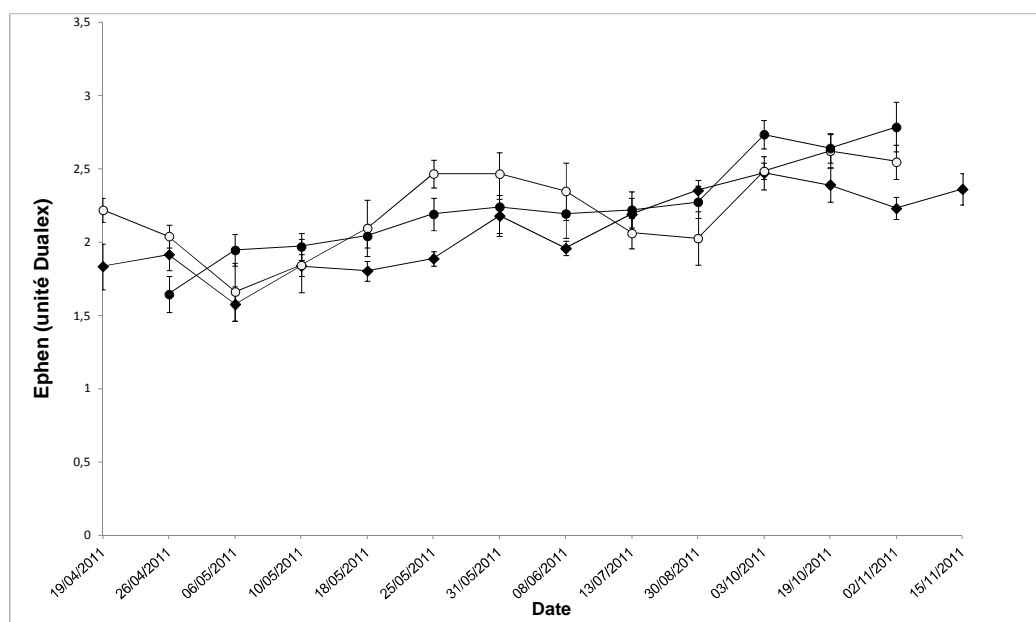


Figure A.5. Teneur en polyphénols épidermiques (Ephen) des feuilles pour les arbres du fourré (rond noir), du gaulis (rond blanc) et de la futaie mature (losange noir). Les barres représentent les erreurs standards (n = 6 arbres).

Annexe 2 – Dynamiques saisonnières de la croissance radiale et en hauteur des arbres dominants du peuplement

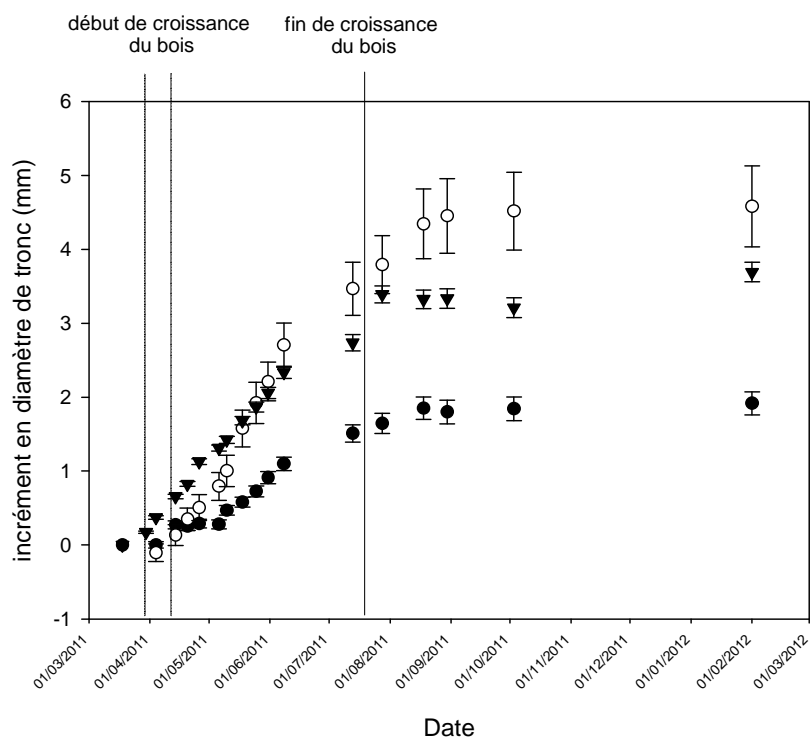


Figure A.6. Incrément en diamètre de tronc pour les arbres du fourré (rond noir) ($n = 31$ arbres), du gaulis (rond blanc) ($n = 25$ arbres) et de la futaie (losange noir) ($n = 70$ arbres). Les barres verticales représentent les erreurs standards.

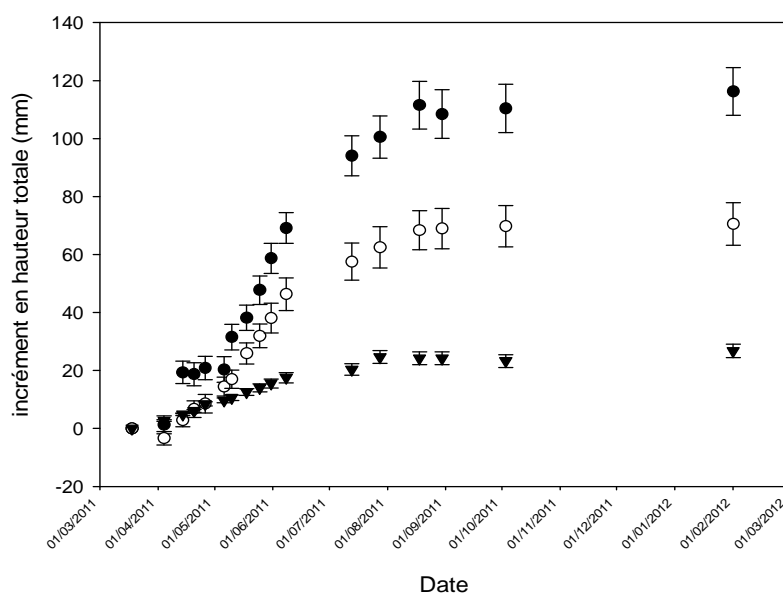


Figure A.7. Incrément en hauteur totale de l'arbre pour les arbres de la futaie (losange noir) ($n = 70$ arbres), du gaulis (rond blanc) ($n = 25$ arbres) et du fourré (rond noir) ($n = 31$ arbres). Les barres représentent les erreurs standards.

Annexe 3 – Protocole d'extraction de la fraction soluble et de l'amidon d'après Damesin et Lelarge (2003)

5.1.1.1.Préparation de la fraction soluble

- Mettre environ 50 mg de poudre dans un microtube avec capuchon vissant de 2 ml
- Ajouter 1 ml d'H₂O, vortexer 30 s puis placer 10 min dans la glace
- Vortexer de nouveau 30 s puis attendre de nouveau 10 min
- Centrifuger à 12 000 g, 5°C pendant 10 min
- Pipeter le surnageant et le mettre dans un autre microtube avec capuchon vissant. Mettre les culots au congélateur (-20 °C). Ils seront utilisés pour l'extraction de l'amidon
- Placer les tubes contenant le surnageant dans le heater à 100°C pendant 3 min, puis 3 min dans la glace
- Centrifuger à 12 000g, 5°C pendant 10 min
- Récupérer le surnageant dans un Eppendorf classique. Le surnageant correspond à la fraction soluble déprotéinée

5.1.1.2.Préparation de l'amidon

5.2.1^{ère} étape : lavage des culots

Laver le culot autant de fois que nécessaire (jusqu'à disparition totale de la couleur verte dans le surnageant) avec 1 ml d'éthanol. Pour ce faire :

- Disposer les tubes dans la glace et ajouter 1 ml d'éthanol
- Bien vortexer 15 s (vérifier la dissolution complète du culot)
- Placer les tubes au heater à 70°C pendant 10 min
- Centrifuger 10 min à 12 000 g, 5°C
- Jeter le surnageant

Mettre les culots propres au congélateur (-20 °C) ou passer directement à l'étape suivante

2.2. 2^{ème} étape : solubilisation et floculation

Si deux séries de 12 échantillons, attendre environ 22 minutes entre chaque série

- Disposer les tubes dans la glace (ouvrir tous les tubes)

- Ajouter 1 ml d'HCl 6M (préparation pour 100 ml : 53 ml d'HCl à 37 % + 47 ml H₂O) dans tous les tubes
- Vortexer 30 s et verser le contenu dans un tube de 10 ml
- Rincer le tube à capuchon vissant de 2 ml avec 1 ml d'HCl et verser dans le tube de 10 ml (faire ces 2 opérations tube par tube), jeter le tube à capuchon vissant
- Mettre 1 h à 5°C
- Centrifuger à 12 000 g, 5°C pendant 20 min
- Récupérer les surnageants avec une pipette pasteur et les mettre dans les tubes de 50 ml
- Rajouter 2 ml d'HCl sur les culots (tube de 10 ml), vortexer 20 s
- Mettre 1 h à 5°C
- Centrifuger et récupérer le surnageant comme précédemment en le mettant dans les tubes de 50 ml
- Pour 1 volume de liquide dans les tubes de 50 ml, ajouter 4 volumes de méthanol (soit 16 ml).
- Bien agiter au vortex
- Mettre à 5°C pendant la nuit

2.3. 3^{ème} étape : récupération

- Centrifuger à 11 000 g, 5°C pendant 20 min après avoir équilibré tous les tubes (avec le manchon téflon et l'adaptateur) au même poids à l'aide de méthanol. Jeter le surnageant délicatement. En laisser environ 500 µl dans le fond
- Transférer l'amidon dans des tubes Eppendorf de 2 ml **préalablement pesés** en rinçant le tube avec du méthanol. Centrifuger 15 min à 12 000 g.
- Enlever totalement le méthanol et laisser sécher les culots à 40 °C toute la nuit. Peser les tubes Eppendorf contenant l'amidon

Annexe 4 – Protocole de dosage du glucose, fructose et sucrose : méthode enzymatique de Stitt *et al.* (1989)

1. Préparation de la fraction soluble

Mettre 50 μ L de fraction soluble dans un puits d'une microplaque 96 puits.

2. Préparation des solutions

- HEPES/KOH à 1 M, MgCl_2 à 30 mM, tampon pH 7.0 : à diluer au 1/10^{ème} avant utilisation
- ATP 60 mg/mL
- NADP 36 mg/mL
- G6PDH ; grade II en suspension dans du sulfate d'ammonium
- Hexokinase (suspension de 120 μ L diluée dans 200 μ L d'un tampon à 0.1 M, après centrifugation)
- Phosphoglucose isomérase (suspension de 60 μ L diluée dans 200 μ L d'un tampon à 0.1 M, après centrifugation)
- Invertase (dissolue dans 200 μ L d'un tampon à 0.1 M)
- ***Pour une plaque, mélanger*** : 15.5 mL de tampon, 480 μ L d'ATP, 480 μ L de NADP, 80 μ L de G6PDH. Après une centrifugation du mélange pendant 2 min à 13400 rpm, retirer le surnageant.

3. Protocole

pour chaque échantillon :

- Pipeter 50 μ L de fraction soluble
- 160 μ L du mélange

- Lire la plaque à 340 nm (cinétique de 2 h, une mesure par minute) et ajouter ensuite successivement les enzymes suivantes :

a. 1 μ L d'hexokinase. Attendre la stabilisation de la DO et ajouter

b. 1 μ L de phosphoglucose isomérase. Attendre la stabilisation de la DO et ajouter

c. 1 μ L d'invertase. Attendre la stabilisation de la DO.

4. Calculs des teneurs en sucres solubles

- Utiliser l'équation suivante: $\mu\text{mol NADPH} = \Delta\text{DO}/(2.85 \times 6.22)$.

Annexe 5 – Protocole d'extraction et de dosage des protéines de Bazot *et al.* (2013)

- Ajouter à 10 mg de poudre lyophilisée 2 mL de tampon phosphate (Na_2HPO_4 0.1M, KH_2PO_4 0.1 M, PEG 0.3% m/v, PVP 1.3% m/v, DTT 5mM pH 7.3) et 2 petites billes en acier
- Homogénéiser et extraire les protéines à l'aide d'un broyeur à billes pendant 2 X 2 min (mettre 5 min au congélateur entre les 2 broyages). Enlever les billes
- Centrifuger à 12 000 g pendant 15 min à 5°C
- Récupérer le surnageant contenant l'extrait brut de protéines totales solubles

A 795 μl (ou 790) d'EUP ajouter 5 μl (ou 10) de l'extrait protéique obtenu précédemment et 200 μl de réactif de Bradford (Biorad Protein Assay)

Après 10 min à l'obscurité lire à 595 nm

Annexe 6 – Protocole de dosage des acides aminés par la méthode de fluorescence de Bantan-Polak *et al.* (2001)

1. Préparation des solutions

- Fluorescamine à 0.1% dans de l'acétonitrile (protection contre la lumière)
- Tampon sodium borate à 0.1 M, pH 8
- **Standard = glutamate** : 0-100-200-400-800 μ M dans de l'éthanol à 70%/
Hepes/KOH à 10 mM, pH6

2. Protocole

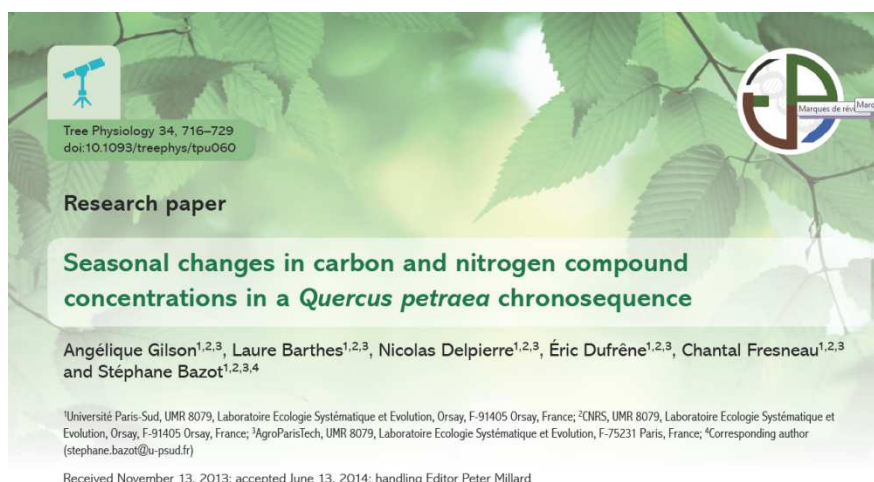
Pipeter et mettre dans un puits d'une microplaque :

- 2 μ L d'extrait de fraction soluble
- 15 μ L de tampon
- 90 μ L de fluorescamine
- 100 μ L d'eau

Mélanger puis incuber dans une chambre froide pendant 5 min. Lire la fluorescence avec un filtre d'excitation à 405 nm et un filtre d'émission à 485 nm.

Annexe 7 – Seasonal changes in carbon and nitrogen compound concentrations in a *Quercus petraea* chronosequence

Tree physiology



Abstract

Forest productivity declines with tree age. This decline may be due to changes in metabolic functions, resource availability and/or changes in resource allocation (between growth, reproduction and storage) with tree age. Carbon and nitrogen remobilization/storage processes are key to tree growth and survival. However studies of the effects of tree age on these processes are scarce and have not yet considered seasonal carbon and nitrogen variations *in situ*. This study was carried out in a chronosequence of sessile oak (*Quercus petraea*) during one year to survey the effects of tree age on the seasonal changes of carbon and nitrogen compounds in several tree compartments, focusing on key phenological stages. Our results highlight a general pattern of carbon and nitrogen function at all tree ages, with carbon reserve remobilization at budburst for growth, followed by carbon reserve formation during the leafy season and carbon reserve use during winter for maintenance. The variation in concentrations of nitrogen compounds show less amplitude than those of carbon compounds. Storage as proteins occurs later, and mainly depends on leaf nitrogen remobilization and root uptake in autumn. We highlight several differences between tree age groups, in particular the loss of carbon storage function of fine and medium-sized roots with tree ageing. Moreover,

the pattern of carbon compound accumulation in branches supports the hypothesis of a preferential allocation of carbon towards growth until the end of wood formation in juvenile trees, at the expense of the replenishment of carbon stores, while mature trees start allocating carbon to storage right after budburst. Ours results demonstrate that at key phenological stages, physiological and developmental functions differ with tree age, and together with environmental conditions, influence the carbon and nitrogen concentration variations in sessile oaks.

Key-words: ageing, sessile oak, non structural carbohydrates, non structural nitrogen compounds, phenology, remobilization, reserve formation, storage.

INTRODUCTION

Forest productivity plays an important role in wood production and forest carbon storage capacity. However it is well known that forest productivity declines with tree age (Kira and Shidei 1967, Gower et al. 1996, Genet et al. 2010). This decline could result from a carbon assimilation decrease (Ryan et al. 2006): studies indicate there is decrease in leaf surface or light interception with tree age (Bond-Lamberty et al. 2002, Niinemets et al. 2005), and an increase in hydraulic constraints with tree age (Hubbard et al. 1999, Zaehle et al. 2006). However, these parameters do not entirely explain the productivity decline which may result from a decrease in resource availability, a change in resource allocation and/or changes in metabolic functions with tree age (Becker et al. 2000, Ryan et al. 2006, Genet et al. 2010). Carbon and nitrogen stores have a key role in the regulation of tree growth (Millard 1996, Korner 2003, Michelot et al. 2012, Richardson et al. 2013) and survival (Canham et al. 1999, Trubat et al. 2008, Imaji and Seiwa 2010). Tree growth can depend on external and internal carbon and nitrogen sources. External nitrogen sources may include root uptake of soil nitrogen or even atmospheric deposition absorption. External carbon sources are atmospheric

CO₂ assimilation by photosynthesis (Millard and Grelet 2010). Internal sources derive from carbon and nitrogen storage (Chapin et al. 1990). Reserves of total non-structural carbohydrates and total non-structural nitrogen compounds supply carbon and nitrogen for sink demand, spring growth and winter maintenance (Stepien et al. 1994, Barbaroux and Breda 2002, Hoch et al. 2003, Bazot et al. 2013). It is well known that in mature temperate deciduous trees, carbon reserves are formed during the growing season, reaching maximal total non structural carbohydrates concentrations at leaf senescence (Barbaroux and Breda 2002, Hoch et al. 2003, Millard and Grelet 2010, El Zein et al. 2011b, Bazot et al. 2013, Richardson et al. 2013). Carbon is stored mainly as starch (Tromp 1983, Millard et al. 2007, Millard and Grelet 2010, Bazot et al. 2013), and to a lesser extent as soluble sugars (Hoch 2007). Accumulation of carbon occurs throughout the tree (Millard and Grelet 2010), however some compartments play a more important role in carbon storage than others. The major carbon fluctuations occur in branches and belowground organs (Tromp 1983, Genet et al. 2010, Valenzuela Nunez et al. 2011, Bazot et al. 2013). Although carbon compound concentrations are lower in the stem, this is also an important storage compartment due to its biomass, particularly in mature trees (Barbaroux et al. 2003). Trees' internal nitrogen cycle has been mainly documented in young fruit trees in pots or poplar (Kang et al. 1982, Malaguti et al. 2001, Cooke and Weih 2005, Millard et al. 2006). Only recently research on seasonal nitrogen changes has been performed *in situ* on mature temperate trees, though on either few dates (Bazot et al. 2013) or few compartments (El Zein et al. 2011b). Vegetative storage proteins (VSP) are the main nitrogen storage compounds (Staswick 1994, Stepien et al. 1994, Millard and Grelet 2010, Valenzuela Nunez et al. 2011) synthesized between the end of summer and leaf senescence (Gomez and Faurobert 2002, Valenzuela Nunez et al. 2011). Amino acids are also important nitrogen storage compounds (Dickson 1989). The youngest parts of trees (medium-sized and fine roots, branches and youngest rings) are the main

compartments for nitrogen storage (Sauter et al. 1989, Valenzuela Nunez et al. 2011, Bazot et al. 2013). Nitrogen reserves are remobilized in the spring for growth of new organs (Millard 1996, Cooke and Weih 2005, Bazot et al. 2013). Relationships between tree age and carbon and nitrogen compounds concentrations have mostly been established using samples taken at the end of the growing season. Results are full of contrasts. Genet et al. (2010) measuring total non structural carbohydrate concentrations in sessile oaks (*Quercus petraea*) and beeches (*Fagus sylvatica*) between two sampling periods (May and October) observe an increase in allocation of total non structural carbohydrates to storage and reproductive functions with tree age within a beech chronosequence whereas the carbon balance between growth and storage remained stable over five age groups in a sessile oak chronosequence. Total non structural carbohydrates and nitrogen concentrations decreased with tree plant biomass in stem and roots of three tree species (*Abies*, *Acer*, *Pinus*) (Machado and Reich 2006), and total non structural carbohydrate remained stable with tree age in stem and roots of *Nothofagus pumilio* under two different climates (Piper and Fajardo 2011).

The main objective of this study is to test tree age effects on seasonal Carbon Non Structural Compounds (C-NSC, i.e. starch + soluble sugars) and Nitrogen Non Structural Compounds (N-NSC, i.e. soluble proteins + amino-acids) storage and remobilization *in situ* in a temperate deciduous tree species, *Quercus petraea*, over one year (from winter to winter). To our knowledge, this experiment is the first to couple the study of seasonal variations of carbon and nitrogen compounds for 3 different ages of oaks grown with similar edaphic and climatic conditions in the same forest. As exposed by Millard and Grelet (2010), C and N storage and remobilization are closely linked to phenological events. Consequently, we tested the following two hypotheses (1) C and N storage and remobilization are different in oak of different ages, at key phenological stages, (2) tree compartments have different function in carbon and nitrogen remobilization/storage processes with tree age. We monitored seasonal

variations of C-NSC and N-NSC concentrations in a chronosequence of sessile oak spanning three ages: 8, 20 and 150-year-old. The principal organs in terms of carbon and nitrogen fluctuations, as exposed in Bazot et al. (2013), i.e. the most recent branches and fine and medium-sized roots, were sampled over one year, focusing on key phenological stages in order to determine the influence of tree age on seasonal patterns of carbon and nitrogen reserves.

MATERIAL AND METHODS

Site and stand descriptions

The study was conducted in 2011 and 2012, in the Barbeau forest (48°29'N, 02°47'E), located 60 km southeast of Paris (France) at an elevation of 90 m. The soil of the Barbeau forest is hydromorphic and composed of gley and millstone grit. Mean temperature, annual rainfall and drought index (rainfall/ potential evapotranspiration) between April and October in this temperate location are 11.0 °C, 664 mm and 0.40 (average 1960-2012), respectively. In 2011 the mean temperature was 12.4 °C, annual rainfall was 604 mm and the drought index was 0.34.

A chronosequence of three sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) stands was selected: a sapling stand (8-year-old), a pole stand (20-year-old) and a high forest stand (150-year-old). In this paper, trees of the sapling stand are referred to as 'saplings', the pole stand 'poles' and the high forest 'mature trees'. The three stands are even-aged, having grown through natural regeneration. During winter 2010, the high forest stand was lightly thinned. The sapling and pole stands are almost monospecific with two strips of trees separated by a lane without trees. The high forest site is a mature oak forest with a dense understorey of hornbeam (*Carpinus betulus* L.). The main forestry characteristics of each plot are summarized in Table 1.

Experimental design

At the pole and mature plots, six dominant trees with the same trunk circumference and phenological status were monitored over one year. At the sapling plot, due to the small size of the trees, measurements and samplings were not always conducted on the same trees but on six different dominant trees at each sampling date.

Trees were sampled from winter 2011 to winter 2012: weekly from March to June 2011, then twice in summer 2011, every 15 days after the commencement of leaf senescence (i.e. from October to December 2011), and finally once in February 2012. This paper presents analyses of various carbon and nitrogen compounds in samples taken at seven key phenological stages of each plot (Table 2): the leafless and non-growth period stage, by the end of winter 2011; budburst; the leaf expansion period; leaf maturity; after the end of wood growth period, by the end of summer 2011; leaf senescence; the leafless and non-growth period stage, winter 2012. The date of Budburst was considered to be that of 90% opening of buds over the crown of the monitored trees corresponding to one week after the budburst date defined by 50 % opening of buds (Vitasse et al. 2011). Leaf expansion was considered to have occurred when the dry leaf mass per unit area (LMA) had reached 50% of the maximum value. Leaf maturity in each plot was considered to occur when LMA reached its maximum. The End of wood growth was evaluated by measuring the stem growth with band dendrometers (DB20, EMS Brno, Brno, Czech Republic) at breast height for the old trees, with a digital caliper for the six medium trees and with a digital caliper at 80 cm height in 31 young trees. Leaf senescence was considered to be the date of a 50%-decrease in leaf chlorophyll content (area-based) from the maximum summer value, measured using a non-destructive portable optical sensor, Dualex 4© (Force-A, Orsay, France) (Cеровic et al. 2012).

On each sampling occasion, sun leaves, current-year branches (2011-branches), one-year-old branches (2010-branches), and fine and medium-sized roots (diameter < 10 mm)

were collected. Branches of mature trees were sampled from the top of the canopy using rifle shots, while branches from the sapling and pole plots were sampled by cutting. Fine and medium-sized roots were removed after digging around a coarse root on the mature trees and collected at the base of the stem for the two other plots. Fine and medium-sized roots were pooled for analyses and are designated as 'roots' throughout this paper. Sampling was always performed between 10:00 and 13:00 UT. All plant tissues were brought back to the laboratory in a cooler with freeze packs. Leaf surface and mass were measured, roots were washed and branches and cores were cut. All samples were then frozen at -20 °C, lyophilized and ground to a fine powder before analyses.

Quantification of carbon and nitrogen compounds

The soluble fraction (containing soluble sugars, amino acids, organic acids,...) was extracted with 1mL of fresh water according to the method described in Damesin and Lelarge (2003) from 50 mg of lyophilized powder. After centrifugation, the supernatant was boiled and centrifuged to eliminate proteins, and the new supernatant was used to quantify soluble sugars and amino acids.

The pellet was washed with ethanol until all pigments were removed, then used for starch extraction (dissolution in 6N HCl and precipitation by methanol) as in Damesin and Lelarge (2003). Starch was then recovered by centrifugation (20 min, 12,000 g, 4 °C) and the pellet obtained was transferred into weighted Eppendorf tubes. After drying at 40 °C during 4 h, the tubes were weighed again to obtain the weight of starch. Soluble sugars were measured in the soluble fraction as described by Stitt et al. (1989): after enzymatic transformation of fructose and sucrose to glucose, glucose was determined using stoichiometric relationships between glucose concentration and NADPH formed by coupled enzymatic reactions.

Total soluble proteins were extracted as described by Bazot et al. (2013), except the agitation method (twice for 2 min in a ball mill (Retsch MM 301), instead of vortexing). Soluble

proteins were quantified with Bradford Reagent [Bradford Protein Assay, Biorad, US (Bradford 1976)], followed by measurement of absorbance at 595 nm with a UV-visible spectrophotometer (UVIKON 932, NorthStar, UK). Bovine serum albumin (BSA, Sigma A-6918) was used as a standard. The amino acid concentrations were determined on the same extracts used for soluble sugar analyses by the method of Bantan-Polak et al. (2001): each amino acid was tagged with fluorescamine and the resulting molecule was detected by fluorescence, with 405nm excitation filter and 485nm emission filter). Fluorescent amino acids were used as a standard.

Statistical analyses

A two-way analysis of variance (ANOVA) was used to test effects of sampling dates during one year (from leafless 2011 to leafless 2012), tree age and the interaction between these two factors on Carbon non structural compounds, Nitrogen non structural compounds, starch, soluble sugars, protein and amino acid concentrations in each tree compartments analysed (i.e. 2010- branches, 2011-branches and roots). When a significant effect or interaction between date and age was underlined, HSD-Tukey test were performed i. to test the date effect on nitrogen and carbon compound concentrations variations in each compartment between Leafless 2011 and Leafless 2012 for each tree age and bring out a age effect on these variations and ii. to compare compound concentrations between tree age classes at each date of sampling . The statistical analyses were carried out using the JMP in version 11.1.0 (SAS Institute Inc.). Normality and homoscedasticity were tested with Shapiro-Wilk and Fisher tests. Differences were considered significant for $P < 0.05$.

RESULTS

Effect of age and sampling date on global changes of carbon and nitrogen compounds between Leafless 2011 and Leafless 2012

The two way analysis point out significant date effect on total carbon non structural compounds (C-NSC = starch + soluble sugars), total nitrogen non structural compounds (N-NSC = soluble proteins + amino-acids), starch, soluble sugar, soluble protein and amino acid concentrations for all the compartments (Table 3). Age effect was significant for N-NSC, soluble protein and amino acid in 2011-branches and for C-NSC, N-NSC, starch, soluble sugar and amino acid concentration in 2010-branches and roots. A significant interaction between tree age and sampling date for all compounds and compartments was also noticed excepted for 2011-branch soluble sugar concentration and for root N-NSC and amino acid concentration (Table 3).

General pattern and tree age effect on carbon compound seasonal changes

a .Carbon remobilization between Leafless 2011 and Budburst

At Leafless 2011 and Budburst, there is no significant difference between tree ages in concentrations of C-NSC in 2010-branches and in roots. Between these two dates, a significant decrease in C-NSC concentration was observed in 2010-branches for all tree ages, whereas no significant decrease could be noticed in roots (Figure 1 B, C).

Considering separately starch and soluble sugar concentrations in 2010-branches, significant differences between tree ages were observed. For starch, i) concentration at leafless 2011 was significantly higher (+50%) in mature trees than in saplings, poles showing an intermediate concentration; ii) the magnitude of the significant decrease in starch concentration between Leafless and Budburst depended on tree age: -60% in mature trees, -65% in poles and -55% in saplings. At budburst, starch concentration in 2010-branches was not significantly different between tree ages, reaching a mean concentration of 1.84 % Dry Matter (DM) (Figure 1 B). For soluble sugars, we observed that i) concentration at Leafless 2011 was significantly higher (+90%) in saplings than in poles and mature trees ; ii) soluble sugar concentrations significantly decreased in 2010-branches by 52% in saplings, but decreased in a lesser extent

and not significantly for mature trees (-36%) and remained stable in poles. At budburst, soluble sugar concentration in 2010-branches was not significantly different between tree ages, reaching a mean concentration of 2 % DM (Figure 1 B).

In roots, there was no difference in starch concentration between tree ages at Leafless 2011 and Budburst, and there was no significant decrease in starch concentration between Leafless 2011 and Budburst. However in saplings, a significant decrease of -73% in soluble sugar concentrations between these two dates was observed (Figure 1 C).

b. Tree carbon filling during leafy season, between Budburst and Leaf senescence

The general pattern of C-NSC concentration variations for all tree ages showed a significant increase all long the leafy season in 2010 and 2011-branches. Nevertheless, in roots the pattern was tree age dependant. No changes was observed in mature trees and poles whereas a fluctuation was noticed in saplings: C-NSC concentration increased between Budburst and the End of wood growth and then decreased (Figure 1 A, B, C).

Starch concentrations in 2010- and 2011-branches significantly increased from Budburst to Leaf senescence in trees of all ages: i) in saplings, from 1.59 to 6.48 % DM in 2010-branches, and from 2.61 to 10.08 % DM in 2011-branches; ii) in poles, from 1.69 to 7.39 % DM in 2010-branches, and from 2.68 to 6.95 % DM in 2011-branches; iii) in mature trees, from 2.09 to 5.84 % DM in 2010-branches, and from 3.47 to 7.67 % DM in 2011-branches (Figures 1 A, B). However, the kinetics of this increase in 2010-branches is also depended on tree age. On one hand, in saplings and poles, starch concentrations remained stable from Budburst to Leaf maturity and only increased between Leaf maturity and the End of wood growth for staying stable thereafter until Leaf senescence (Figure 1 B). On the other hand, starch concentrations in mature tree 2010-branches increased significantly from Budburst to Leaf maturity and then remained stable until Leaf senescence (Figure 1 B). As in 2010-branches, the kinetics of starch concentration increase in 2011-branches also depended on tree

age: i) in saplings, it increased from Leaf maturity to reach the maximal concentration at Leaf senescence; ii) in poles and mature trees, starch concentrations increased earlier, from Leaf expansion and then progressively increased until Leaf senescence (Figure 1 A). At Leaf senescence, starch concentration in 2010-branches did not significantly differ between tree ages (Figure 1 B). However, in 2011-branches, saplings had higher starch concentrations than poles and mature trees ($P < 0.05$) (Figure 1 A).

Concentrations of soluble sugars in 2010-branches showed a fluctuation between Budburst and Leaf senescence with no clear pattern whatever tree age (Figure 1 B). Concentration of soluble sugars in 2011-branches increased between Budburst and Leaf expansion and remained stable until Leaf senescence in trees of all age groups (Figure 1 A). At Leaf senescence, soluble sugar concentrations in 2010- and 2011-branches were higher in mature trees than poles and saplings (Figures 1 A, B).

In poles and mature trees, starch and soluble sugar concentrations in roots remained stable from Budburst to Leaf senescence. In sapling roots, starch concentration increased significantly at the End of wood growth (1.63 vs. 8.57 % DM respectively for Budburst and End of wood growth) and then significantly decreased (Figure 1 C). Concentration of soluble sugars in sapling roots significantly increased from 0.31 to 2.00 % DM between Budburst and Leaf expansion and then remained stable until Leaf senescence. At Leaf senescence, no significant tree age effect was noticed in starch and soluble sugar concentration of roots (Figure 1 C).

c. Tree carbon winter use: between Leaf senescence and Leafless 2012

C-NSC concentrations decreased in 2010-branches of mature trees and poles (significantly for mature) but remained stable in saplings. In 2011-branches, C-NSC concentrations decrease whatever tree ages, but only significantly in saplings and poles. In roots, no significant variations are noticed in C-NSC, (Figure 1 A, B, C).

Starch concentrations in 2010- and 2011-branches significantly decreased from Leaf senescence to Leafless 2012 for all tree ages (Figures 1 A, B). Over the same period, soluble sugar concentrations in 2010-branches of saplings and poles significantly increased, by 42% and 31%, respectively, but remained stable in mature trees (Figure 1 B). Soluble sugar concentration in 2011-branches significantly increased by 17% between Leaf senescence and Leafless 2012 in saplings, but remained stable in the poles and mature trees (Figure 1 B). In roots, starch and soluble sugar concentrations increased by 87% between Leaf senescence and Leafless 2012 in roots of saplings, while they remained stable in poles and mature trees (Figure 1 C).

General pattern and tree age effect on nitrogen compound seasonal changes

a .Nitrogen remobilization between Leafless 2011 and Budburst

At Leafless 2011, 2010-branches of saplings showed a significantly lower nitrogen non structural compounds concentration (N-NSC = soluble proteins + amino acids) than poles and mature trees (1.13 vs. 2.15 and 2.34 % DM for saplings, poles and mature trees respectively, Figure 2 A, B). At Budburst, 2010-branches N-NSC concentration was significantly lower in saplings and poles than in mature trees (1.12 and 1.44 % DM vs 3.35 % DM respectively). Between these two dates, no significant variation in N-NSC concentration was observed in 2010-branches or in roots for all tree ages (Figure 2 B, C).

Considering soluble protein concentration in 2010-branches, significant differences between tree ages were observed: i) at Leafless 2011, saplings have lower soluble protein concentration than other age groups (significant difference with poles); ii) between Leafless 2011 and Budburst soluble protein concentration in 2010-branches remained stable in saplings, slightly decreased (non significant) in mature trees (31%) and significantly decreased in poles by 42 %. At Budburst, soluble protein concentration in 2010-branches did not significantly differ between tree ages (Figure 2 B).

At Leafless 2011, amino acid concentration in 2010-branches of saplings was lower than concentration in poles and mature trees (significant for mature trees). Between Leafless 2011 and Budburst, it remained stable in saplings and poles but significantly increased by 100% in mature trees. At Budburst amino acid concentration in 2010-branches of mature trees was more than three times higher than those in poles and saplings (Figure 2 B).

At Leafless 2011 in roots, soluble protein was not significantly different between tree ages, and remained stable between Leafless 2011 and Budburst in trees of all ages (mean of 0.82 % DM). At Leafless 2011, in roots, amino acid concentration in saplings was significantly lower than in other tree ages (0.38 vs 1.52 and 1.53 % DM). However, in roots any significant decrease between Leafless 2011 and Budburst and no significant differences between tree ages at Budburst could be noticed (even if saplings showed lower amino-acid concentration at Budburst) (Figure 2 C).

b. Tree nitrogen changes during leafy season: between Budburst and Leaf senescence

The general pattern of N-NSC concentration for all tree ages during this period was a clear and drastic decrease in 2011 and 2010-branches between Budburst and End of wood growth (Figure 2 A, B). For all compartments, the lowest N-NSC concentration noticed was at the End of wood growth followed by an increase at Leaf senescence (Figure 2 A, B, C). The picture depicted considering soluble protein and amino-acid separately is consistent with this general pattern (Figure 2).

Soluble proteins 2011-branches concentration significantly decreased between Budburst and Leaf expansion whatever tree ages (decrease of 42% in mean whatever tree age). Thereafter, those concentrations remained constant in trees of all age groups until the End of wood growth where the lowest soluble proteins concentration of the leafy season was observed. In sapling and pole trees soluble protein concentration thereafter significantly increased to Leaf senescence (increase not significant for mature ones). Globally no age effect could be noticed

(Figure 2 A). Concentration of 2010-branch soluble protein showed the same pattern with the significantly lowest soluble protein concentration of the leafy season observed at the End of wood growth. Globally no age effect could be noticed (Figure 2 B).

Concentration of 2011-branch amino acids drastically decreased between Budburst and Leaf expansion whatever tree ages (decrease of 77% in mean whatever tree age) and thereafter stayed stable until Leaf senescence (Figure 2 A). 2010-branches amino acid concentration significantly decreased between Budburst and the End of wood growth in mature trees and then increase to Leaf senescence. In poles, amino acid concentration was significantly lower at the End of wood growth than at Budburst and then significantly increased to Leaf senescence. Amino acids concentration remained constant in saplings all long the leafy season (Figure 2 B).

In roots, soluble protein concentration stayed stable during all the leafy season in mature trees. In saplings and poles, soluble protein concentrations were significantly lower at the End of wood growth compared to the rest of the leafy season (Figure 2C). Amino acid concentration in roots remained stable during all the leafy season in all tree ages (Figure 2 C). An age effect on amino acid concentration in each of the tree compartments analyzed (2010-branches, 2011-branches and root) was noticed at all of the dates: the amino acid concentration of saplings was systematically lower than that of the poles which was itself lower than that of mature trees (Figure 2 C).

c. Tree nitrogen pools filling at autumn and winter use: between Leaf senescence and Leafless 2012.

The general pattern of N-NSC concentration for all tree ages between Leaf senescence and Leafless 2012 was an increase N-NSC concentration in each compartment but only significant for sapling trees (not for poles and mature trees) (Figure 2).

Concentrations of soluble proteins significantly increased in 2010-branches from Leaf senescence to Leafless 2012 in saplings and poles. The intensity of the increase in 2010-branches depended on tree age: 159% in saplings, 60% in poles and 48% in mature trees. Concentrations of soluble proteins in 2011-branches increased in trees of all age groups, only significantly in saplings (Figure 2 B). The increase intensity of soluble protein concentration in 2011-branches depended on tree age: 100% in saplings, lesser in poles and mature trees (33% and 43%, respectively) (Figure 2 A). In roots, concentration of soluble proteins increased in trees of all age groups but only significantly in mature trees. The increase intensity of soluble protein concentration in roots depended on tree age: + 96% in mature trees, but lesser in poles and saplings, (+33% and +21%, respectively) (Figure 2 C). At Leafless 2012, 2010- and 2011-branches showed significantly higher soluble protein concentration in saplings than in poles and mature trees. At this date in roots, no difference could be underlined between tree ages.

Concentration of amino acids remained stable between Leaf senescence and Leafless 2012 in all compartments in all tree ages, excepted in roots of saplings where a significant increase was noticed (more than 3.5 fold). At Leafless 2012, mature trees showed higher amino acid concentration than saplings and poles in 2010- and 2011- branches. In roots, any significant difference was noticed between age (Figure 2).

DISCUSSION

The objective of the study was to analyse effect of tree-age on seasonal carbon and nitrogen compound changes at the key stages of reserve metabolism (remobilization in spring, formation during the leafy period and use in winter) in the main organs of sessile oak in terms of reserve mobilization/remobilization during one leafy season. At each key stage, common patterns were reported and differences between tree ages were then ascertained.

Effect of tree age on carbon and nitrogen compound remobilization at the beginning of spring

At the Leafless sampling date and Budburst, no age effect was noticed for C-NSC concentrations in 2010-branches (one-year-old branches) and roots. It is in agreement with Genet et al. (2010) who observed no influence of tree age on C-NSC concentrations in stem and coarse roots two weeks following budburst in sessile oaks aged from 30 to 135-year-old.

A similar pattern of decrease in one-year-old branch C-NSC concentrations from Leafless 2011 to Budburst was observed in trees of all ages with common C-NSC remobilization rate of 50%. This pattern is commonly described in temperate deciduous trees (Barbaroux et al. 2003, Hoch et al. 2003, Millard and Grelet 2010, El Zein et al. 2011b, Bazot et al. 2013) and interpreted as carbon remobilization for demand related to spring growth of branches and leaves (Kramer and Kozlowski 1979, Gansert and Sprick 1998). This short distance use of carbon compounds reduces transport costs of reserves remobilization (Matsuura et al. 2001, Cerasoli et al. 2004, Bazot et al. 2013).

Between the date of the Leafless sampling and Budburst the main compound remobilized to form new organs in poles and mature trees was starch; soluble sugar concentration did not significantly decreased between Leafless 2011 and Budburst. On the contrary, between these two dates, saplings remobilized both C-NSC compounds, starch and soluble sugars, in the same proportion (50%). According to this observation, it could be hypothesized that poles and mature trees have already used soluble sugars stored in recent branches at the sampling date of the Leafless 2011 or that at Budburst pole and mature trees used mainly starch whereas saplings needed both source of C-NSC to develop new organs.

Whatever age, in roots no decrease in C-NSC concentration could be noticed between Leafless and Budburst. Only root soluble sugar concentrations significantly decreased in saplings. It could be interpreted as the result of a localised use of carbon stored in saplings for

root growth, as suggested by Matsuura et al. (2001). Indeed, a more active metabolism of roots at young tree stages is necessary to optimize soil nutrient uptake. Hydrolysis of soluble sugar is required to provide ATP for root nitrogen absorption and reduction (Morot-Gaudry and (ed) 1997). Contrary to previous measurements in mature oak trees conducted in the same site (Bazot et al. 2013), no decrease of starch concentration was noticed in this experiment between Leafless and Budburst. The difference between these results was probably due to the difference in Leafless sampling date (the winter date of Bazot et al. (2013) was in February, while our was later, in March): in our case roots starch utilization might have already occurred in mature trees, leading to low starch concentrations at Leafless 2011 in roots.

It is also important to underline that the level of storage at a specific date is totally year dependent and is correlated with climatic conditions at the sampling date. For example, Barbaroux (2002) observed two very different starch concentrations in branches of sessile oaks at budburst in 1998 (1.60 %) and 1999 (6.00 %) or Bazot et al. (2013) observed a concentration of 2.71 % in branches of mature trees at budburst in 2008 in the Barbeau forest whereas it was measured 2.09 % in this experiment. The observed dry conditions in 2011 may have led to increase remobilization of carbon reserves in branches.

One-year-old branches showed distinct patterns of soluble protein remobilization according to tree ages. A significant remobilization of soluble proteins between Leafless and Budburst was observed in poles and mature trees. Such remobilization has been largely previously reported just after budburst in many tree species from different ages (Gomez and Faurobert 2002, Grassi et al. 2002, Millard and Grelet 2010). For example, a ^{15}N urea labelling experiment on one-year-old *Pyrus communis* showed a remobilization of labelled N from twigs to shoots and flowers (Tagliavini et al. 1997). Also, a significant decrease of soluble proteins after budburst was observed in one-year-old branches of mature 150-years-old oaks (Bazot et al. 2013). This was associated with an increase in amino acid concentrations, which only occurred in mature

trees, and illustrated the switch of nitrogen from immobilized compounds to circulate compounds devoted to growth of new organs during budburst (Langheinrich and Tischner 1991) and a significant nitrogen root uptake after budburst (Gessler et al. 1998, El Zein et al. 2011b). No remobilization of proteins and amino acids was observed in the saplings, suggesting that they are less dependent on their internal nitrogen reserves for new growth and that saplings used external N source for new organ growth. The stability of amino acid concentrations in saplings and poles branches could also be explained by a compensation of amino acid remobilization through new nitrogen uptake.

The only pattern common to all age groups was observed in the roots, where soluble protein and amino acid concentrations remained stable between Leafless 2011 and Budburst. This could be explained by three hypotheses: i) N roots remobilization will occur later in the season, hypothesis not confirmed by the analysis realized at Leaf expansion ii) remobilization is compensated by new nitrogen assimilation from root uptake; iii) remobilization had already occurred, an assertion supported by the N-NSC decrease in roots observed earlier in the season by Bazot et al. (2013) and Marmann et al. (1997).

Higher amino acid concentration in poles and mature tree roots may be due to increase in root biomass with tree age (Varik et al. 2013), or to increase in the length of mycorrhiza roots colonization (Holden et al. 2013) and higher rhizosphere microbial biomass (Zhang et al. 2012) allowing better nitrogen uptake by roots and more extensive soil nutrient exploitation. Indeed, Marmann et al. (1997) found a positive link between mycorrhization, low-molecular-weight nitrogen compounds and tree age.

Effect of tree age on carbon and nitrogen compound changes during the leafy season

Globally, C-NSC concentration enhanced from Budburst to Leaf senescence in one-year-old and -2011-branches (current-year-branches). This accumulation is interpreted as carbon storage (Barbaroux et al. 2003, Hoch et al. 2003, Bazot et al. 2013).

The main difference between tree age groups was in the pattern of starch accumulation in branches. Starch concentrations in one-year-old branches increased just after Budburst in mature trees, whereas, it was only increased at the End of wood growth in saplings and poles trees. Similarly, starch concentrations in current-year-branches increased progressively between Leaf expansion and Leaf senescence in poles and mature trees, but only began to increase later in saplings, between Leaf maturity and the End of wood growth until Leaf senescence. This highlights that the allocation strategy varied with tree age: 150-year-old oaks have a conservative carbon storage strategy, favouring early storage in previous year branches, while younger trees only store after the End of wood growth, favouring growth during the leafy season. Poles presented the same pattern as saplings in one-year-old branches, and the same pattern as the mature trees in current branches, and so have an intermediate behaviour. Barbaroux and Bréda (2002) showed that in 50-years-old oaks storage occurs partly in the trunk during wood growth, and this is predominant after early wood formation. These distinct allocation strategies could be the consequence of competition between trees in the plot. Indeed, considering mean stand density (Table 1), and competition (mainly for light) within each plot, saplings may need to invest a significant proportion of their photoassimilates in growth contrary whereas mature trees were not longer obligated.

In trees of all ages, soluble sugar concentration in one-year-old-branches increased from Budburst and reached a maximum at Leaf expansion, then remained stable until Leaf senescence. This result underlines rapid transfers of carbon as soluble sugars to new organs for growth at the beginning of the leaf development. The observed stability of soluble sugar concentrations from Leaf expansion result from the balance between carbon import from photosynthetic leaves and green parts of the branches (Damesin and Lelarge 2003), and export through carbon transfer to other tree compartments, or by rapid conversions of soluble

sugars into starch (Sauter and Vancleve 1994) or use for maintenance and growth (Ogren 2000).

An increase in starch concentration between Leaf maturity and the End of wood growth was observed in roots of saplings but not in poles and mature trees. Moreover, only saplings presented an increase in soluble sugar concentrations between Budburst and the End of the wood growth in roots. It suggests that fine and medium-sized roots of young trees have a temporary carbon storage function which diminishes with tree aging. The increase in soluble sugars was followed by an important decrease from the End of wood growth to Leaf senescence in saplings, suggesting a carbon use at the end of the leafy season. Fine roots are currently defined as “selfish” organs because they use their reserves locally for their own growth (Barbaroux and Breda 2002). It is recognized that there is a fine root production at the end of the summer, as shown, thanks to rhizotrons, in *Quercus prinus* and *Quercus alba* by Joslin et al. (2001), in *Quercus robur* by Ponti et al. (2004) and in *Betula* by Satomura et al. (2006). The starch and soluble sugar concentration decrease observed in sapling trees may be due to this fine root production. This difference in root carbon concentrations with tree age could be explained, as in branches, by young trees need to maximise growth, as a consequence of competition within the plot. Similarly, exudates production might also be more important in young tree stages to optimize growth and survival. Indeed, an excess of carbon in roots can allow an exudate production to optimize relationships with heterotrophic microorganisms and so improve nutrients cycling (Millard et al. 2007).

As for carbon compounds, N-NSC concentrations decreased after Budburst in current-year-branches of all tree ages. This decrease is explained as the dilution of compounds by the biomass increase. After this decrease, concentrations remained stable until Leaf maturity in trees of all ages, this stability was also observed in one-year-old-branches. It may result of change of N source to supply leaves and young branches in nitrogen: from internal to external

N source i.e nitrogen reserve remobilization vs. roots nitrogen. Indeed, at this period external N source is recognized to supply leaves and new organs in nitrogen (El Zein et al. 2011a). At the End of wood growth, the lowest N-NSC concentration of the leafy season was noticed for all tree ages in all compartments. This N-NSC decrease was mainly the result of the decrease in soluble protein concentrations. It could be hypothesized that soluble proteins were used at this time to sustain the end of wood growth in lack of N roots uptake. Internal N source as proteins was the only nitrogen accessible at this date.

After the End of wood growth, whatever the compartment, N-NSC concentrations significantly increased at all tree ages until Leaf senescence. This increase was mainly due to soluble protein concentration increase. This pattern confirms the beginning of the nitrogen reserve refilling as soluble proteins at the end of summer, whatever tree age. Some studies suggest that nitrogen storage, as soluble proteins, begins at the end of summer or at leaf senescence (Staswick 1994, Stepien et al. 1994).

Amino acid concentrations in one-year-old branches increased between the End of the wood growth and Leaf senescence in poles and mature trees, yet remained stable in saplings. We interpret this as the arrival of amino acids from leaves. Indeed at Leaf senescence, amino acids are transported from leaves to perennial organs, where they are then stored as proteins (Sauter et al. 1989, Gessler et al. 2004). This is consistent with our observation (data not shown) of a decline of leaf nitrogen between the End of wood growth and Leaf senescence, especially for poles and mature trees. This leaf nitrogen remobilization might be slower in juvenile trees.

Effect of tree age on winter use of carbon and nitrogen compounds

Starch concentrations in branches decreased between Leaf senescence and Leafless 2012 in trees of all ages, the decrease during winter being a well known phenomenon (Barbaroux et al. 2003, Hoch et al. 2003, Bazot et al. 2013). This is interpreted as carbon use for winter

maintenance (Barbaroux 2002, Damesin 2003), through conversion of starch into soluble sugars used for respiration, regulated by temperature (Sauter 1988, Ogren 1997, Schrader and Sauter 2002, Repo et al. 2008).

A major difference between tree ages was in the variation of soluble sugars in one-year-old branches while it increased between Leaf senescence and Leafless 2012 in saplings and poles, it remained stable in mature trees. The increase was also observed by El Zein et al. (2011b) in stem wood of 50-year-old oak trees. Temperate trees have developed mechanisms to resist against damages by cold temperatures: starch is usually converted into soluble sugars to avoid cellular freezing (Sakai 1962, Schrader and Sauter 2002, Morin et al. 2007). On February 1st 2012, the minimum temperature was -4.9 °C. As the lowest temperatures are usually recorded near the soil (Real-time monitoring of Barbeau forest 2013), branches of saplings and poles might be exposed to colder temperatures, due to their smaller height (Table 1). Starch and soluble sugar concentrations in roots were observed to increase between Leaf senescence and Leafless 2012 in saplings, but not in poles and mature trees. As discussed earlier, carbon storage in fine and medium-sized roots might only occur at juvenile stages in sessile oak.

Regarding nitrogen compounds, in trees of all ages, soluble protein concentrations in current-year-branches, one-year-old branches and roots increased between Leaf senescence and Leafless 2012, signifying leaf nitrogen remobilization to perennial organs (Staswick 1994, Stepien et al. 1994, Gomez and Faurobert 2002, Cooke and Weih 2005, Valenzuela Nunez et al. 2011, Bazot et al. 2013), as well as nitrogen absorption from soil by roots, observed at leaf senescence (Malaguti et al. 2001).

The increase in soluble protein concentration in branches between Leaf senescence and Leafless 2012 was higher in young trees than in older trees, suggesting that leaf nitrogen remobilization efficiency at leaf senescence decreases with tree age. Amino acid concentrations in current and one-year-old branches were higher in mature trees than saplings

in winter 2012. This result can be explained by the more developed root systems of mature trees (Varik et al. 2013), which are better able to explore the soil and obtain a greater nitrogen supply.

CONCLUSION

Our experiment is the first to document the relation between seasonal carbon and nitrogen compound changes and tree age in the field.

Nitrogen and carbon compound changes have distinct chronological patterns, and involve different compartments of the tree, according to its age. Nitrogen compound concentration variations between Budburst and Leaf senescence on one hand, and between Leaf senescence and winter on the other hand confirm that nitrogen storage occurs more later than formation of carbon reserves, as shown in a previous work (Bazot et al. 2013) . Our results highlight a general pattern of carbon and nitrogen function in sessile oaks of all tree ages: i) a carbon reserve remobilization at Budburst for growth; ii) followed by a carbon reserve formation during the Leafy season; iii) these carbon reserves are used during winter for maintenance; iv) the variation in concentrations of nitrogen compounds shows less amplitude than those of carbon v) the lowest level of nitrogen reserve occurred at the end of wood growth; and vi) storage of nitrogen as proteins mainly depends of leaf nitrogen remobilization and root uptake in autumn. Some noticeable differences between tree age groups are revealed by this study. Root metabolism demands more carbon in spring and autumn in saplings than mature trees, related to a higher root growth investment. Patterns of carbon storage change with tree age: juvenile trees preferentially allocate carbon for growth in branches during the wood growth period, while mature trees store carbon just after budburst. The location of carbon stores may also change with tree age, in particular, with the strong role of fine and medium-sized roots in saplings. Compartment sizes can explain some differences in compound concentrations

between tree ages: i) mature trees present higher soluble sugar concentrations at leaf senescence in branches, as the result of shorter branches with ageing; ii) mature trees present generally higher amino acid concentrations, whatever the compartment, as a result of a larger root system which enables a higher root nitrogen uptake. These results highlight that physiological and developmental functioning varies with tree age, which, together with environmental conditions, influence the carbon and nitrogen concentration variations in sessile oaks. This study is the first step to a better understanding of the effects of tree age on seasonal changes of carbon and nitrogen compounds in trees but it will be interesting to consider biomasses of all tree compartments, to establish allocation patterns at tree level and to have a better understanding of the decline in productivity with tree ageing.

ACKNOWLEDGMENTS

Financial support was provided by R2DS Ile-de-France through the project 'Study and modeling of coupled nitrogen-carbon-water functioning in the tree-soil system'. We thank ONF for allowing us to undertake this experiment in Barbeau forest, D.Berveiller, A. Confais, C. Damesin, N. Lecat, J.-L. Mabout, L. Mottet, A. Sévéré and L. Vanbostal for their help in tree samplings, and L. Audebert, A. Farfarana, P. Le Thuaut and M. Viel for their help in sample preparation and biochemical analyses. Soluble sugar and amino acid analyses were performed by the team of Yves Gibon, UMR 1332 Fruit Biology and Pathology, INRA of Bordeaux (France).

REFERENCES

Bantan-Polak T, Kassai M, Grant KB (2001) A comparison of fluorescamine and naphthalene-2,3-dicarboxaldehyde fluorogenic reagents for microplate-based detection of amino acids. *Analytical Biochemistry*. 297:128-136.

- Barbaroux C. 2002. Analyse et modélisation des flux de carbone de peuplements forestiers pour la compréhension de la croissance de deux espèces feuillues *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica*. In UFR Sciences d'Orsay. Université Paris XI, Orsay, p 158.
- Barbaroux C, Breda N (2002) Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*. 22:1201-1210.
- Barbaroux C, Breda N, Dufrene E (2003) Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist*. 157:605-615.
- Bazot S, Barthes L, Blanot D, Fresneau C (2013) Distribution of non-structural nitrogen and carbohydrate compounds in mature oak trees in a temperate forest at four key phenological stages. *Trees-Structure and Function*. 27:1023-1034.
- Becker P, Meinzer FC, Wullschlegel SD (2000) Hydraulic limitation of tree height: a critique. *Functional Ecology*. 14:4-11.
- Bond-Lamberty B, Wang C, Gower ST, Norman J (2002) Leaf area dynamics of a boreal black spruce fire chronosequence. *Tree Physiology*. 22:993-1001.
- Bradford M (1976) A Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*. 72:248-254.
- Canham CD, Kobe RK, Latty EF, Chazdon RL (1999) Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia*. 121:1-11.
- Cerasoli S, Maillard P, Scartazza A, Brugnoli E, Chaves MM, Pereira JS (2004) Carbon and nitrogen winter storage and remobilisation during seasonal flush growth in two-year-old cork oak (*Quercus suber* L.) saplings. *Annals of Forest Science*. 61:721-729.

- Cerovic ZG, Masdoumier G, Ben Ghazlen N, Latouche G (2012) A new optical leaf-clip meter for simultaneous non-destructive assessment of leaf chlorophyll and epidermal flavonoids. *Physiologia Plantarum*. 146:251-260.
- Chapin FS, Schulze ED, Mooney HA (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21:423-447.
- Cooke JEK, Weih M (2005) Nitrogen storage and seasonal nitrogen cycling in *Populus*: bridging molecular physiology and ecophysiology. *New Phytologist*. 167:19-30.
- Damesin C (2003) Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica*: from the seasonal pattern to an annual balance. *New Phytologist*. 158:465-475.
- Damesin C, Lelarge C (2003) Carbon isotope composition of current-year shoots from *Fagus sylvatica* in relation to growth, respiration and use of reserves. *Plant Cell and Environment*. 26:207-219.
- Dickson RE (1989) Carbon and nitrogen allocation in trees. *Annales Des Sciences Forestieres*. 46:S631-S647.
- El Zein R, Breda N, Gerant D, Zeller B, Maillard P (2011a) Nitrogen sources for current-year shoot growth in 50-year-old sessile oak trees: an in situ N-15 labeling approach. *Tree Physiology*. 31:1390-1400.
- El Zein R, Maillard P, Breda N, Marchand J, Montpied P, Gerant D (2011b) Seasonal changes of C and N non-structural compounds in the stem sapwood of adult sessile oak and beech trees. *Tree Physiology*. 31:843-854.
- Gansert D, Sprick W (1998) Storage and mobilization of nonstructural carbohydrates and biomass development of beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.) under different light regimes. *Trees-Structure and Function*. 12:247-257.

- Genet H, Breda N, Dufrene E (2010) Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach. *Tree Physiology*. 30:177-192.
- Gessler A, Schultze M, Schrempp S, Rennenberg H (1998) Interaction of phloem-translocated amino compounds with nitrate net uptake by the roots of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings. *Journal of Experimental Botany*. 49:1529-1537.
- Gessler A, Rennenberg H, Keitel C (2004) Stable isotope composition of organic compounds transported in the phloem of European beech - Evaluation of different methods of phloem sap collection and assessment of gradients in carbon isotope composition during leaf-to-stem transport. *Plant Biology*. 6:721-729.
- Gomez L, Faurobert M (2002) Contribution of vegetative storage proteins to seasonal nitrogen variations in the young shoots of peach trees (*Prunus persica* L. Batsch). *Journal of Experimental Botany*. 53:2431-2439.
- Gower ST, McMurtrie RE, Murty D (1996) Aboveground net primary production decline with stand age: Potential causes. *Trends in Ecology & Evolution*. 11:378-382.
- Grassi G, Millard P, Wendler R, Minotta G, Tagliavini M (2002) Measurement of xylem sap amino acid concentrations in conjunction with whole tree transpiration estimates spring N remobilization by cherry (*Prunus avium* L.) trees. *Plant Cell and Environment*. 25:1689-1699.
- Hoch G, Richter A, Korner C (2003) Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant Cell and Environment*. 26:1067-1081.
- Hoch G (2007) Cell wall hemicelluloses as mobile carbon stores in non-reproductive plant tissues. *Functional Ecology*. 21:823-834.

- Holden SR, Gutierrez A, Treseder KK (2013) Changes in Soil Fungal Communities, Extracellular Enzyme Activities, and Litter Decomposition Across a Fire Chronosequence in Alaskan Boreal Forests. *Ecosystems*. 16:34-46.
- Hubbard RM, Bond BJ, Ryan MG (1999) Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology*. 19:165-172.
- Imaji A, Seiwa K (2010) Carbon allocation to defense, storage, and growth in seedlings of two temperate broad-leaved tree species. *Oecologia*. 162:273-281.
- Joslin JD, Wolfe MH, Hanson PJ (2001) Factors controlling the timing of root elongation intensity in a mature upland oak stand. *Plant and Soil*. 228:201-212.
- Kang SM, Ko KC, Titus JS (1982) Mobilization and metabolism of protein and soluble nitrogen during spring growth of apple-trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 107:209-213.
- Kira T, Shidei T (1967) Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Japanese Journal of Ecology*. 17:70-87.
- Korner C (2003) Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*. 91:4-17.
- Kramer PJ, Kozlowski TT (1979) *Physiology of woody plants*. Academic Press, London.
- Langheinrich U, Tischner R (1991) Vegetative Storage Proteins in Poplar : Induction and Characterization of a 32- and a 36-Kilodalton Polypeptide. *Plant Physiol*. 97:1017-1025.
- Machado JL, Reich PB (2006) Dark respiration rate increases with plant size in saplings of three temperate tree species despite decreasing tissue nitrogen and nonstructural carbohydrates. *Tree Physiology*. 26:915-923.
- Malaguti D, Millard P, Wendler R, Hepburn A, Tagliavini M (2001) Translocation of amino acids in the xylem of apple (*Malus domestica* Borkh.) trees in spring as a consequence

- of both N remobilization and root uptake. *Journal of Experimental Botany*. 52:1665-1671.
- Marmann P, Wendler R, Millard P, Heilmeyer H (1997) Nitrogen storage and remobilization in ash (*Fraxinus excelsior*) under field and laboratory conditions. *Trees-Structure and Function*. 11:298-305.
- Matsuura K, Tanabe K, Tamura F, Itai A (2001) Storage and translocation of C-13-photosynthates from 'Masui daufine' fig (*Ficus carica* L.) leaves administered (CO₂)-C-13 in autumn. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*. 70:66-71.
- Michelot A, Simard S, Rathgeber C, Dufrene E, Damesin C (2012) Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiology*. 32:1033-1045.
- Millard P (1996) Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth. *Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde*. 159:1-10.
- Millard P, Wendler R, Grassi G, Grelet GA, Tagliavini M (2006) Translocation of nitrogen in the xylem of field-grown cherry and poplar trees during remobilization. *Tree Physiology*. 26:527-536.
- Millard P, Sommerkorn M, Grelet GA (2007) Environmental change and carbon limitation in trees: a biochemical, ecophysiological and ecosystem appraisal. *New Phytologist*. 175:11-28.
- Millard P, Grelet GA (2010) Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiology*. 30:1083-1095.
- Morin X, Ameglio T, Ahas R, Kurz-Besson C, Lanta V, Lebourgeois F, Miglietta F, Chuine I (2007) Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy

- induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiology*. 27:817-825.
- Morot-Gaudry J-F, (ed) (1997) Assimilation de l'azote chez les plantes. Aspects physiologique, biochimique et moléculaire. INRA, Paris.
- Niinemets U, Sparrow A, Cescatti A (2005) Light capture efficiency decreases with increasing tree age and size in the southern hemisphere gymnosperm *Agathis australis*. *Trees-Structure and Function*. 19:177-190.
- Ogren E (1997) Relationship between temperature, respiratory loss of sugar and premature dehardening in dormant Scots pine seedlings. *Tree Physiology*. 17:47-51.
- Ogren E (2000) Maintenance respiration correlates with sugar but not nitrogen concentration in dormant plants. *Physiologia Plantarum*. 108:295-299.
- Piper FI, Fajardo A (2011) No evidence of carbon limitation with tree age and height in *Nothofagus pumilio* under Mediterranean and temperate climate conditions. *Annals of Botany*. 108:907-917.
- Ponti F, Minotta G, Cantoni L, Bagnaresi U (2004) Fine root dynamics of pedunculate oak and narrow-leaved ash in a mixed-hardwood plantation in clay soils. *Plant and Soil*. 259:39-49.
- Real-time monitoring of Barbeau forest. Barbeau a forestry field station. <http://max2.es.e.u-psud.fr/SiteBarbeau/realtime.html> (October 9 2013, date last accessed)|).
- Repo T, Mononen K, Alvilä L, Pakkanen TT, Hanninen H (2008) Cold acclimation of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) at its northernmost distribution range. *Environmental and Experimental Botany*. 63:59-70.
- Richardson AD, Carbone MS, Keenan TF, Czimczik CI, Hollinger DY, Murakami P, Schaberg PG, Xu XM (2013) Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist*. 197:850-861.

- Ryan MG, Phillips N, Bond BJ (2006) The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant Cell and Environment*. 29:367-381.
- Sakai A (1962) Mechanism of protective action of sugars against frost injury in plant cells. *Nature*. 193:89-&.
- Satomura T, Hashimoto Y, Koizumi H, Nakane K, Horikoshi T (2006) Seasonal patterns of fine root demography in a cool-temperate deciduous forest in central Japan. *Ecological Research*. 21:741-753.
- Sauter JJ (1988) Seasonal changes in the efflux of sugars from parenchyma cells into the apoplast in poplar stems (*Populus x canadensis* "robusta"). *Trees-Structure and Function*. 2:242-249.
- Sauter JJ, Vancleve B, Wellenkamp S (1989) Ultrastructural and biochemical results on the localization and distribution of storage proteins in a poplar tree and in twigs of other tree species *Holzforschung*. 43:1-6.
- Sauter JJ, Vancleve B (1994) Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat in the ray storage tissue of poplar trees. *Trees-Structure and Function*. 8:297-304.
- Schrader S, Sauter JJ (2002) Seasonal changes of sucrose-phosphate synthase and sucrose synthase activities in poplar wood (*Populus x canadensis* Moench < robusta >) and their possible role in carbohydrate metabolism. *Journal of Plant Physiology*. 159:833-843.
- Staswick PE (1994) Storage proteins of vegetative plant-tissue. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 45:303-322.
- Stepien V, Sauter JJ, Martin F (1994) Vegetative storage proteins in woody-plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 32:185-192.

- Stitt M, Lilley RM, Gerhardt R, Heldt HW (1989) Metabolite levels in specific cells and subcellular compartments of plant-leaves. *Methods in Enzymology*. 174:518-552.
- Tagliavini M, Quartieri M, Millard P (1997) Remobilised nitrogen and root uptake of nitrate for spring leaf growth, flowers and developing fruits of pear (*Pyrus communis* L.) trees. *Plant and Soil*. 195:137-142.
- Tromp J (1983) Nutrient reserves in roots of fruit-trees, in particular carbohydrates and nitrogen. *Plant and Soil*. 71:401-413.
- Trubat R, Cortina J, Vilagrosa A (2008) Short-term nitrogen deprivation increases field performance in nursery seedlings of Mediterranean woody species. *Journal of Arid Environments*. 72:879-890.
- Valenzuela Nunez LMV, Gerant D, Maillard P, Breda N, Cervantes GG, Cohen IS (2011) Evidence for a 26kDa vegetative storage protein in the stem sapwood of mature pedunculate oak. *Interciencia*. 36:142-147.
- Varik M, Aosaar J, Ostonen I, Lohmus K, Uri V (2013) Carbon and nitrogen accumulation in belowground tree biomass in a chronosequence of silver birch stands. *Forest Ecology and Management*. 302:62-70.
- Vitasse Y, Francois C, Delpierre N, Dufrene E, Kremer A, Chuine I, Delzon S (2011) Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology*. 151:969-980.
- Yordanov I, Velikova V, Tsonev T (2000) Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica*. 38:171-186.
- Zaehle S, Sitch S, Prentice IC, Liski J, Cramer W, Erhard M, Hickler T, Smith B (2006) The importance of age-related decline in forest NPP for modeling regional carbon balances. *Ecological Applications*. 16:1555-1574.

Zhang C, Liu GB, Xue S, Zhang CS (2012) Rhizosphere soil microbial properties on abandoned croplands in the Loess Plateau, China during vegetation succession. *European Journal of Soil Biology*. 50:127-136.

FIGURE LEGENDS

Figure 1. Concentrations of carbon non structural compounds (C-NSC) in 2011-branches (A), 2010-branches (B) and roots (C) expressed in % Dry Matter (DM), for saplings (white), poles (light grey) and mature trees (dark grey). For each age category, plain color represents soluble sugar concentration expressed in % DM and striped color represents starch concentration expressed in % DM. Vertical bars are standard errors of the mean of C-NSC values (n= 6). Letters correspond to results of date HSD Tukey test within each age category, for soluble sugar concentration (upper line), and starch concentration (lower line). Different letters indicate significant differences between dates within each age category ($P < 0.05$). At each date, significant difference between at least one age category (HSD Tukey test) is noticed by "*" ($P < 0.05$) and non significant effect by "-", for soluble sugar concentration (upper line), and starch concentration (lower line).**

Figure 2. Concentrations of nitrogen non structural compounds (N-NSC) in 2011-branches (A), 2010-branches (B) and roots (C) expressed in % Dry Matter (DM), for saplings (white), poles (light grey) and mature trees (dark grey). For each age category, plain color represents amino acid concentration expressed in % DM and striped color represents soluble protein concentration expressed in % DM. Vertical bars are standard errors of the mean of N-NSC values (n= 6). Letters correspond to results of date HSD Tukey test within each age category, for amino acid concentration (upper line), and soluble protein concentration (lower line). Different letters indicate significant differences between dates within each age category ($P < 0.05$). At each date, significant difference between at least one age category (HSD Tukey test) is noticed by "*" ($P < 0.05$) and non significant effect by "-", for amino acid concentration (upper line), and soluble protein concentration (lower line).**

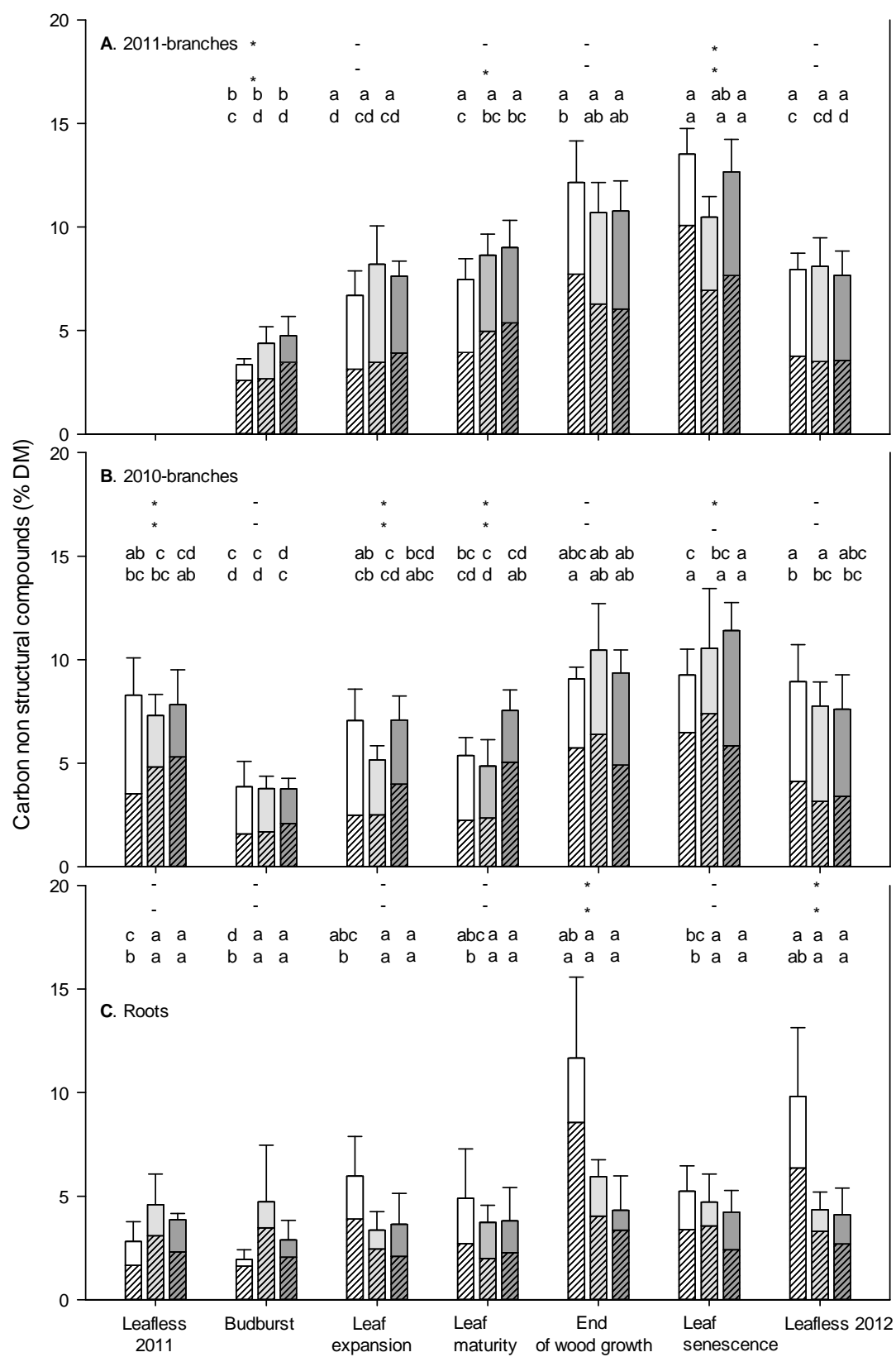


Figure 1.

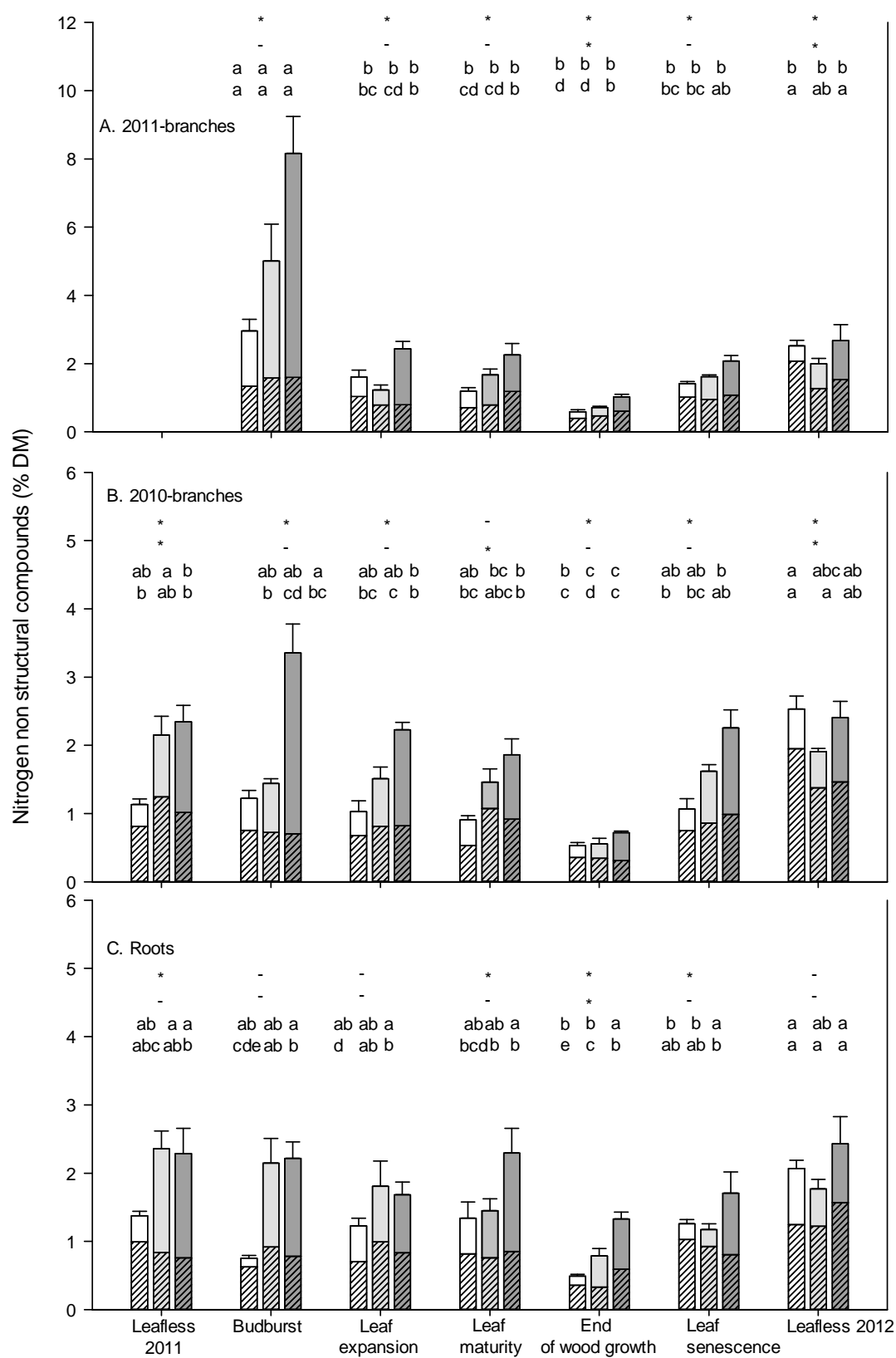


Figure 2.

Table 1. Average forestry characteristics for each plot in 2011: humus type, soil depth to the soil gley accumulation horizon, mean tree age, mean dominant tree height and circumference in March 2011, mean maximum Leaf Mass Area (LMA), mean maximum leaf area index (LAI), mean density (D), dates of start and end of wood growth. Standard errors are indicated between brackets (n=6). All tree data refer to sessile oak.

Age category	Humus type	Soil depth (cm)	Tree age (year)	Height (m)	Circumference (cm)	Max LMA (gDM.m ⁻²)	LAI (m ² .m ⁻²)	D (tree. ha ⁻¹)	Wood growth start date	Wood growth end date
Sapling	Amphimull	30-40	8	3.21 (0.05)	5.40 (0.24)	75.05 (4.01)	2.4	91549	April 13	July 19
Pole	Moder	40-50	20	7.98 (0.02)	25.40 (0.59)	92.89 (2.23)	3.9	39500	April 13	July 19
Mature	Dysmull	60-70	150	28.27 (0.12)	209.46 (7.62)	103.8 (7.37)	3.0	195	March 29	July 19

Table 2. Sampling date according to phenological key stages.

Age category	Leafless 2011	Leafy season					Leafless 2012
		Budburst	Leaf expansion	Leaf maturity	End of wood growth	Leaf senescence	
Sapling	March 18	April 26	May 18	June 8	August 30	October 19	February 1st
Pole	March 18	April 26	May 18	June 8	August 30	November 2	February 1st
Mature	March 16	April 19	May 18	June 8	August 30	November 2	February 1st

Table 3. Analyses of variance of date, age and interaction effect factors on starch, soluble sugar, protein, amino acid, C-NSC and N-NSC concentrations in 2010-branches, 2011-branches and roots. Values in bold indicate significant effects ($P < 0.05$). df is the degree of freedom, and F is the ratio of the variance between groups to the variance within groups.

Compartment	Biochemical compound	Age Effect			Sampling date effect			Interaction		
		df	F	P	df	F	P	df	F	P
2010-branch	Starch	2	4,97	0,0088	6	34,08	<0,0001	12	3,69	0,0001
2010-branch	Soluble Sugar	2	4,95	0,009	6	16,17	<0,0001	12	6,74	<0,0001
2010-branch	Soluble Protein	2	2,18	0,1184	6	42,37	<0,0001	12	6,04	<0,0001
2010-branch	Amino acid	2	66,36	<0,0001	6	12,26	<0,0001	12	5,95	<0,0001
2010-branch	C-NSC	2	3,89	0,0236	6	45,19	<0,0001	12	2,20	0,0174
2010-branch	N-NSC	2	40,79	<0,0001	6	20,65	<0,0001	12	5,76	<0,0001
2011-branch	Starch	2	1,74	0,1813	5	65,04	<0,0001	10	3,77	0,0003
2011-branch	Soluble Sugar	2	2,88	0,0614	5	29,79	<0,0001	10	1,64	0,1083
2011-branch	Soluble Protein	2	3,93	0,0233	5	41,31	<0,0001	10	4,10	0,0001
2011-branch	Amino acid	2	28,22	<0,0001	5	44,59	<0,0001	10	8,89	<0,0001
2011-branch	C-NSC	2	0,39	0,6756	5	86,10	<0,0001	10	3,47	0,0007
2011-branch	N-NSC	2	25,90	<0,0001	5	52,75	<0,0001	10	8,18	<0,0001
Roots	Starch	2	7,67	0,0008	6	6,92	<0,0001	12	2,91	0,0019
Roots	Soluble Sugar	2	8,93	0,0003	6	4,19	0,0009	12	4,04	<0,0001
Roots	Soluble Protein	2	0,30	0,7387	6	25,43	<0,0001	12	2,19	0,0182
Roots	Amino acid	2	14,95	<0,0001	6	3,16	0,0074	12	1,54	0,123
Roots	C-NSC	2	13,05	<0,0001	6	9,16	<0,0001	12	5,13	<0,0001
Roots	N-NSC	2	14,21	<0,0001	6	8,04	<0,0001	12	1,44	0,162

Annexe 8 – Dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés et azotés du tronc et des grosses racines des arbres de la futaie

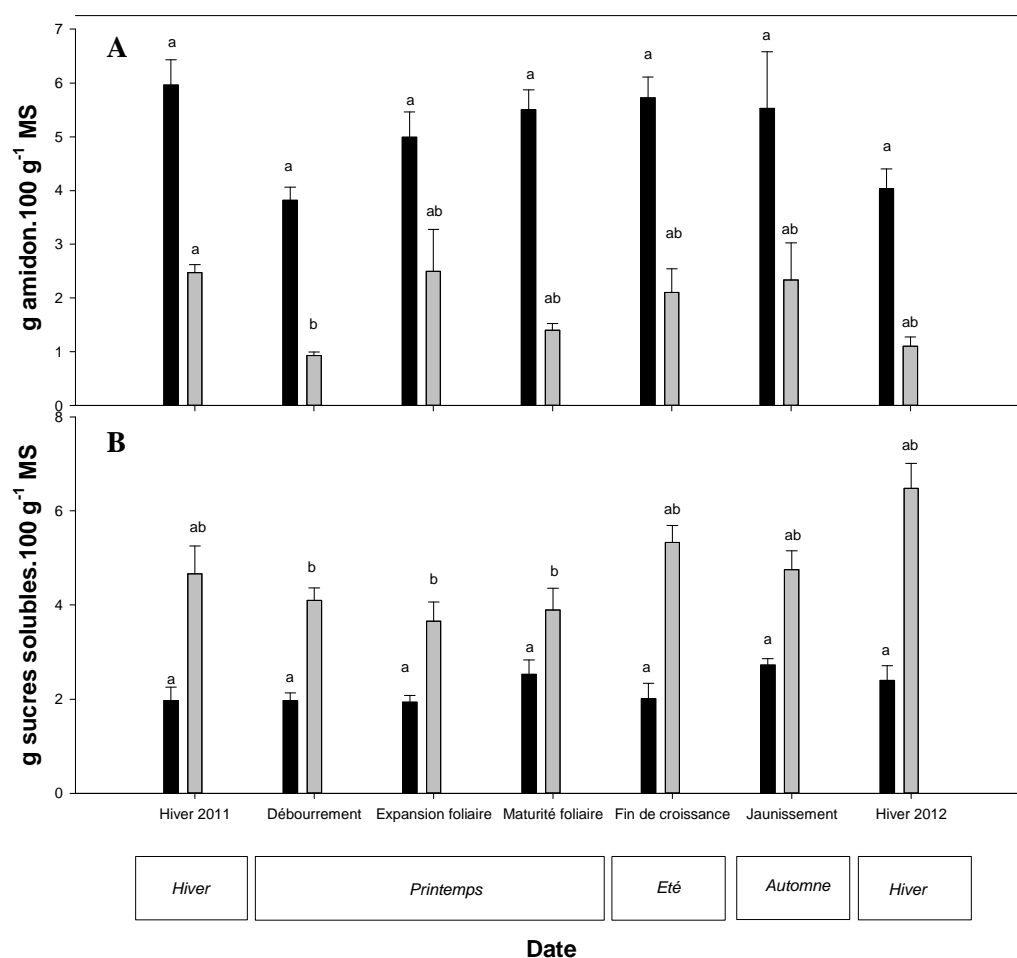


Figure IV.A.8. Concentrations en amidon (A) et en sucres solubles (B) de l'aubier du tronc (noir) et du phloème du tronc (gris clair) des arbres de la futaie mature. Les barres verticales représentent les erreurs standards ($n = 6$). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date pour chaque catégorie. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$).

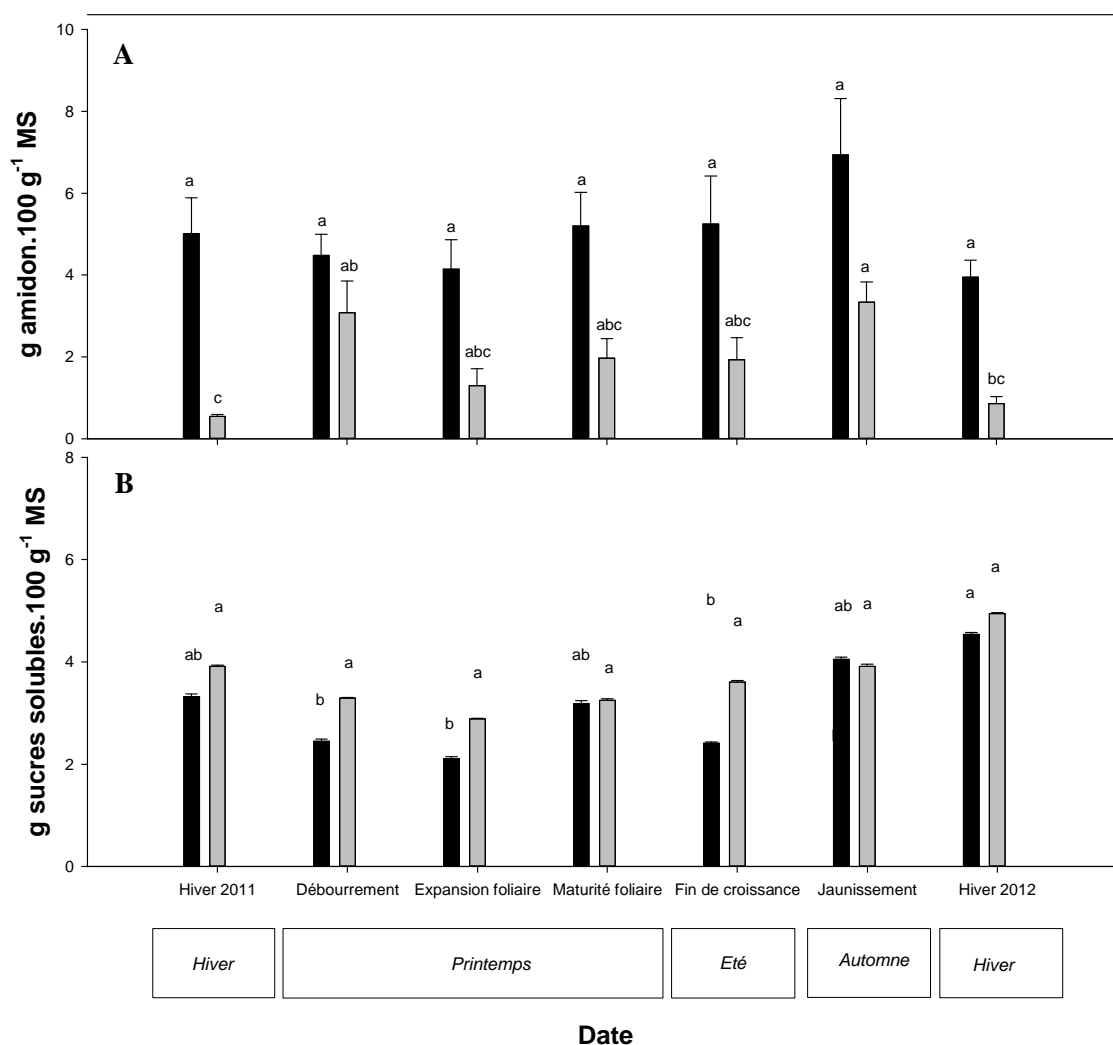


Figure IV.A.9. Concentrations en amidon (A) et en sucres solubles (B) de l'aubier des grosses racines (noir) et du phloème des grosses racines (gris clair) des arbres de la futaie. Les barres verticales représentent les erreurs standards ($n = 6$). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date pour chaque catégorie. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$).

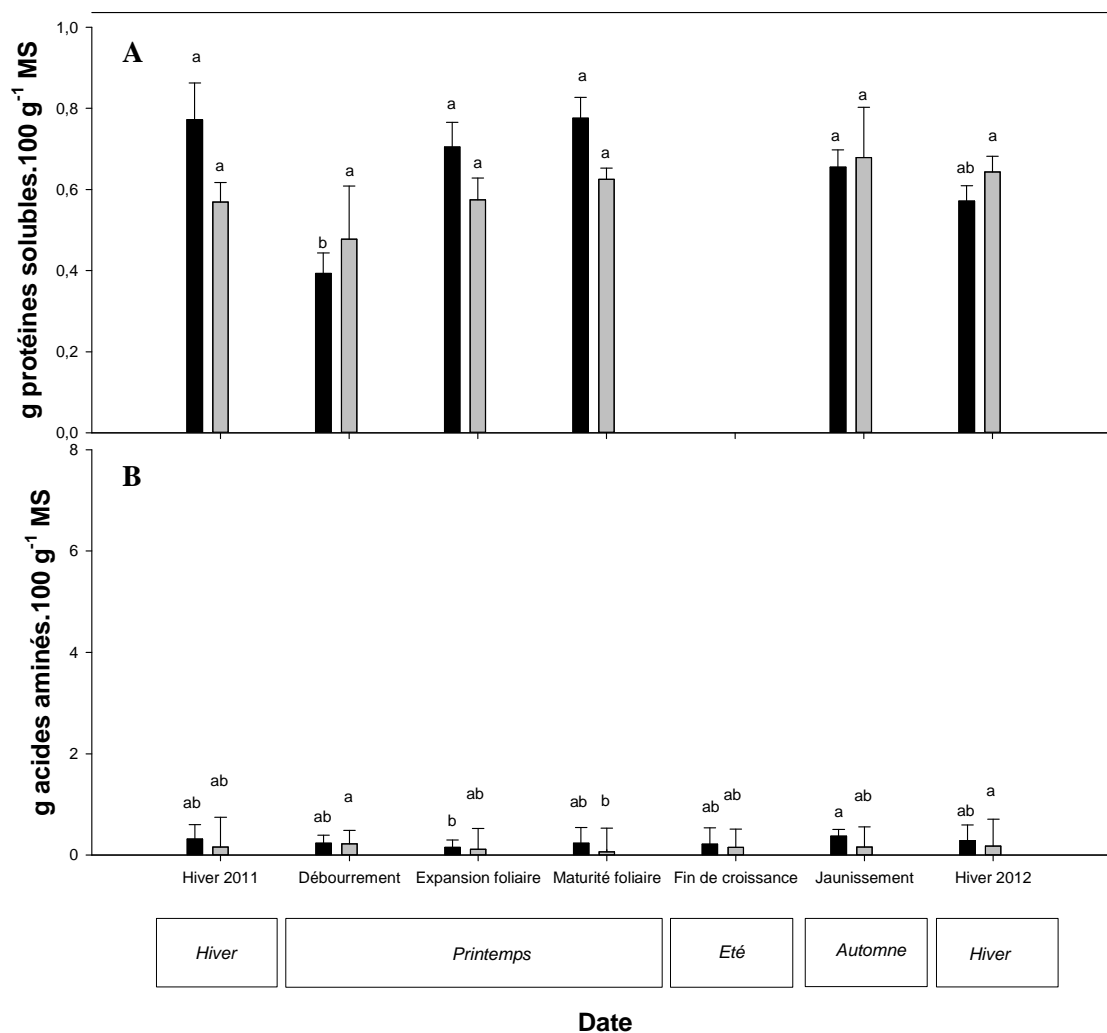


Figure A.10. Concentrations en protéines solubles (A) et en acides aminés (B) de l'aubier du tronc (noir) et du phloème du tronc (gris clair) des arbres de la futaie. Les barres verticales représentent les erreurs standards ($n = 6$). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$).

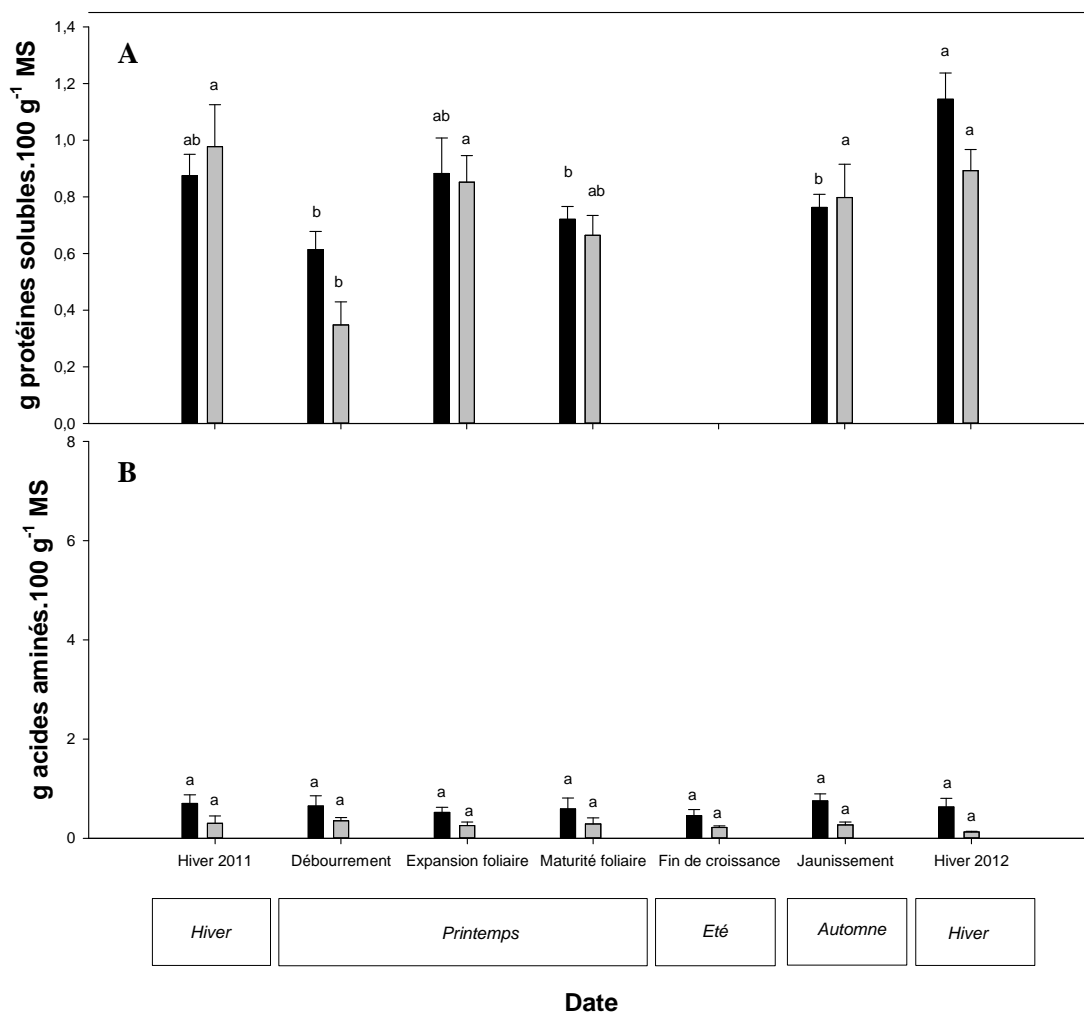


Figure A.11. Concentrations en protéines solubles (A) et en acides aminés (B) de l'aubier des grosses racines (noir) et du phloème des grosses racines (gris clair) des arbres de la futaie. Les barres verticales représentent les erreurs standards ($n = 6$). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$).

Liste des abréviations et des acronymes

ATP : adénosine triphosphate
B_a : biomasse de l'arbre
BBOIS : biomasse aérienne de bois
Bbranches : biomasse des branches
Bbranches n : biomasse des branches de l'année
Bbranches n-1 : biomasse des branches de l'année n - 1
BF : biomasse des feuilles
BGR : biomasse des grosses racines
B_p : biomasse du peuplement
BRFM : biomasse des racines moyennes et fines
BSA : albumine de sérum bovin
BSP : bark storage protein
Btronc : biomasse du tronc
BV_a : biomasse vivante de l'arbre
BVligneuse_a : biomasse vivante ligneuse de l'arbre
BVligneuse_p : biomasse vivante ligneuse du peuplement
BV_p : biomasse vivante du peuplement
C : circonférence de tronc
C : carbone
CD : diamètre du houppier
Chla : teneur surfacique en chlorophylle
Chlm : teneur massique en chlorophylle
CO₂ : dioxyde de carbone
C/N : rapport entre la teneur en carbone total et la teneur en azote total
CTNC : carbone contenu dans les TNC
C130 : circonférence du tronc à 130 m de haut
D : diamètre du tronc
DO : densité optique
DTT : dithiothréitol
EPhen : polyphénols épidermiques
EUP : eau ultra pure
G6PDH : Glucose-6-phosphate déshydrogénase

H : hauteur totale de l'arbre
HCl : acide chloridrique
HEPES : acide 4-(2-hydroxyéthyl)-1-pipérazine éthane sulfonique
It : PAR transmis
I0 : Par incident
k : coefficient d'extinction du LMA
KH₂PO₄ : phosphate de potassium
KOH : Hydroxyde de potassium
kPAR : coefficient d'extinction du PAR au sein du couvert
LAI : indice de surface foliaire
LMA : masse foliaire par unité de surface foliaire
LMA0 : LMA maxima
MS : matière sèche
N : azote
NADP⁺/NADPH : Nicotinamide adénine dinucléotide phosphate
Na₂HPO₄ : phosphate de sodium dibasique
NH₃ : ammoniac
N₂O : protoxyde d'azote
NO_x : oxyde d'azote
NPP : net primary production
NTNNC : azote contenu dans les TNNC
PAR : rayonnement photosynthétiquement actif
PEG : polyéthylène glycol
propBVbranches : proportion de biomasse vivante de branches
PVP : polyvinylpyrrolidone
TNC : composés carbonés non structuraux
TNNC : composés azotés non structuraux
Vaubier : volume d'aubier du tronc
Vduramen : volume de duramen du tronc
Vphloème : volume de phloème du tronc
VSP : végétatige storage protein
V sous écorce : volume sous écorce du tronc

Liste des figures et des tableaux

Figure I.1. Schéma représentatif des dynamiques saisonnières des composés carbonés (ligne pleine) et azotés (ligne interrompue) au cours d'une année chez les espèces décidues, d'après la littérature (Barbaroux, 2002 ; Hoch <i>et al.</i> , 2003 ; Valenzuela Nunez, 2006 ; Millard et Grelet, 2010 ; El Zein, 2011 ; Bazot <i>et al.</i> , 2013).	12
Figure I.2. Représentation schématique des grandes fonctions (photosynthèse, absorption, transport, respiration, croissance, stockage, défense) des cycles du C et de l'N de l'arbre.	19
Figure I.3. Rapport root/shoot en fonction de l'âge issu de la littérature pour le chêne (cercles blancs) et le hêtre (cercles noirs) (Genet et al., 2010).	23
Figure II.1. Localisation des trois parcelles d'étude au sein de la forêt de Barbeau.	33
Figure II.2. Profil pédologique des trois parcelles étudiées de la forêt de Barbeau (crédit photo : Augusto Zanella).	34
Figure II.3. Schéma représentatif de l'installation des capteurs PAR pour les parcelles des petits et moyens arbres.	42
Figure II.4. Corrélation entre la teneur de chlorophylle surfacique (Chl _a) foliaire moyenne par arbre de la face adaxiale (ad) et celle de la face abaxiale (ab) (n = 6 feuilles x arbres x 3 classes).	43
Figure III.1. Concentrations en amidon (A) et en sucres solubles (B) des branches n-1 pour les arbres du fourré (noir), du gaulis (gris clair) et de la futaie (gris foncé). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). Pour chaque date, les différences significatives entre les classes d'âge sont représentées par « * » et un effet non significatif de l'âge par « - » ($p < 0.05$).	54
Figure III.2. Concentrations en amidon (A) et en sucres solubles (B) des branches n pour les arbres du fourré (noir), du gaulis (gris clair) et de la futaie (gris foncé). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). Pour chaque date, les différences significatives entre les classes d'âge sont représentées par « * » et un effet non significatif de l'âge par « - » ($p < 0.05$).	56
Figure III.3. Concentrations en amidon (A) et en sucres solubles (B) des racines moyennes et fines pour les arbres du fourré (noir), du gaulis (gris clair) et de la futaie (gris foncé). Les	

barres verticales représentent les erreurs standards ($n = 6$). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). Pour chaque date, les différences significatives entre les classes d'âge sont représentées par « * » et un effet non significatif de l'âge par « - » ($p < 0.05$). 58

Figure III.4. Concentrations en protéines solubles (A) et en acides aminés (B) des branches n-1 pour les arbres du fourré (noir), du gaulis (gris clair) et de la futaie (gris foncé). Les barres verticales représentent les erreurs standards ($n = 6$). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). Pour chaque date, les différences significatives entre les classes d'âge sont représentées par « * » et un effet non significatif de l'âge par « - » ($p < 0.05$). 60

Figure III.5. Concentrations en protéines solubles (A) et en acides aminés (B) des branches n pour les arbres du fourré (noir), du gaulis (gris clair) et de la futaie (gris foncé). Les barres verticales représentent les erreurs standards ($n = 6$). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). Pour chaque date, les différences significatives entre les classes d'âge sont représentées par « * » et un effet non significatif de l'âge par « - » ($p < 0.05$). 62

Figure III.6. Concentrations en protéines solubles (A) et en acides aminés (B) des racines moyennes et fines pour les arbres du fourré (noir), du gaulis (gris clair) et de la futaie (gris foncé). Les barres verticales représentent les erreurs standards ($n = 6$). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). Pour chaque date, les différences significatives entre les classes d'âge sont représentées par « * » et un effet non significatif de l'âge par « - » ($p < 0.05$). 64

Figure IV.1. Relation entre la circonférence de l'arbre au 26 avril 2011 et sa hauteur totale au 26 avril 2011 ($n = 31$ arbres) ($t = 13.5$, $p < 0.0001$ pour l'ordonnée à l'origine, et $t = 8.45$, $p < 0.0001$ pour la pente de la fonction). 84

Figure IV.2. Relation entre la hauteur de l'arbre mesurée au 1^{er} février et la hauteur de l'arbre au 1^{er} février calculée avec l'équation 2 ($n = 31$ arbres) ($t = 3.13$, $p = 0.004$ pour l'ordonnée à l'origine et $t = 9.95$, $p < 0.0001$ pour la pente de la fonction). 85

Figure IV.3. Relation entre le volume de tronc estimé et la biomasse du tronc mesurée pour les arbres abattus (n = 18 arbres) ($t = 13.6, p < 0.0001$).	86
Figure IV.4. Relation entre la biomasse totale du tronc et la biomasse totale des branches des arbres abattus (n = 18 arbres) ($t = 10.2, p < 0.0001$).	86
Figure IV.5. Relation entre la biomasse totale du tronc et de la biomasse totale des branches n des arbres abattus (n = 15 arbres) ($t = 6.02, p < 0.0001$).	87
Figure IV.6. Relation entre la biomasse totale du tronc et la biomasse totale des branches n-1 pour les arbres abattus (n = 18 arbres) ($t = 8.33, p < 0.0001$).	87
Figure IV.7. Relation entre la biomasse totale du tronc et la biomasse totale des feuilles pour les arbres abattus (n = 9 arbres) ($t = 11.6, p < 0.0001$).	88
Figure IV.8. Relation entre la biomasse totale de tronc et la biomasse totale des grosses racines des arbres abattus (n = 14 arbres) ($t = 25.3, p < 0.0001$).	89
Figure IV.9. Relation entre la biomasse totale du tronc et la biomasse de racines moyennes et fines des arbres abattus (n = 8 arbres) ($t = 11.1, p < 0.0001$).	90
Figure IV.10. Représentation schématique des différents compartiments du tronc et de la méthode de calcul de leurs volumes respectifs.	91
Figure IV.11. Relation entre le volume du tronc estimé et la biomasse du tronc des arbres abattus (n = 6 arbres) ($t = 18.4, p < 0.0001$).	92
Figure IV.12. Relation entre la biomasse totale du tronc et la biomasse totale des grosses racines des arbres abattus (n = 4 arbres) ($t = 34.6, p < 0.0001$).	93
Figure IV.13. Relation entre la biomasse du tronc et la biomasse des racines moyennes et fines des arbres abattus (n = 4 arbres) ($t = 16.8, p < 0.0001$).	94
Figure IV.14. Distribution des arbres inventoriés en février 2012 du fourré (n = 437 arbres). ..	98
Figure IV.15. Distribution des arbres inventoriés en février 2012 du gaulis (n = 389 arbres). ..	98
Figure IV.16. Distribution des arbres inventoriés en février 2006 de la futaie mature (n = 1905 arbres).	98
Figure IV.17. Relation entre la circonférence de l'arbre au 1 ^{er} février 2012 et l'incrément de surface terrière entre le 18 mars 2011 et le 1 ^{er} février 2012 des 31 arbres du fourré suivis en croissance ($t = - 2.62, p = 0.014$ pour l'ordonnée à l'origine, et $t = 5.47, p < 0.0001$ pour la pente de la fonction).	101

Figure IV.18. Relation entre la circonférence de l'arbre au 1 ^{er} février 2012 et l'incrément de surface terrière entre le 18 mars 2011 et le 1 ^{er} février 2012 des 25 arbres du gaulis suivis en croissance ($t = -2.52$, $p = 0.019$ pour l'ordonnée à l'origine, et $t = 5.84$, $p < 0.0001$ pour la pente de la fonction).....	102
Figure IV.19. Relation entre la circonférence de l'arbre au 1 ^{er} février 2012 et l'incrément de surface terrière entre le 12 avril 2006 et le 1 ^{er} février 2012 des 60 arbres de la futaie suivis en croissance ($t = 3.40$, $p = 0.001$ pour l'ordonnée à l'origine et $t = 10.8$, $p < 0.0001$ pour la pente de la fonction).....	102
Figure IV.20. Relation entre la circonférence à 80 cm au 8 juin 2011 et la circonférence au 1 ^{er} février 2012 des 31 arbres du fourré suivis en croissance ($t = 216$, $p < 0.0001$).	103
Figure IV.21. Relation entre la circonférence à 80 cm au 8 juin 2011 et la circonférence au 1 ^{er} février 2012 des 25 arbres du gaulis suivis en croissance ($t = 0.91$, $p = 0.370$ pour l'ordonnée à l'origine et $t = 64.9$, $p < 0.0001$ pour la pente de la fonction).....	104
Figure IV.22. Relation entre la circonférence à 130 cm au 12 avril 2006 et la circonférence au 8 juin 2011 des 60 arbres de la futaie suivis en croissance ($t = 530$, $p < 0.0001$).	104
Figure IV.23. Relation entre la circonférence à 130 cm au 8 juin 2011 et la circonférence au 1 ^{er} février 2012 des 70 arbres suivis en croissance ($t = 8785$, $p < 0.0001$).	105
Figure IV.24. Biomasse vivante (BV_a), biomasse vivante ligneuse ($BV_{ligneuse_a}$) et biomasse vivante de chaque organe et répartition de la biomasse vivante entre les différents organes, exprimée en % de la biomasse vivante totale de l'arbre, pour les trois modalités d'étude, pour les arbres du fourré (a), du gaulis (b) et de la futaie mature (c) ($n = 31$ arbres pour le fourré et 6 arbres pour le gaulis et la futaie). Les valeurs entre parenthèses correspondent aux erreurs standards.	113
Figure IV.25. Biomasse vivante (BV_p), biomasse vivante ligneuse ($BV_{ligneuse_p}$) et biomasse vivante de chaque organe et répartition de la biomasse vivante entre les différents organes, exprimée en % de la biomasse vivante totale du peuplement, pour les trois modalités d'étude, pour le fourré (a), le gaulis (b) et la futaie mature (c).	115
Figure IV.26. Quantités d'amidon, de sucres solubles, de protéines solubles et d'acides aminés des différents organes (feuilles, branches, tronc, grosses racines et racines moyennes et fines) de l'arbre dominant pour les arbres du fourré (a), du gaulis (b) et de la futaie (c), à la date de la maturité foliaire et de l'hiver 2012 ($n = 31$ arbres pour le fourré, $n = 6$ arbres pour le	

gaulis et n = 6 arbres pour la futaie). Les barres verticales représentent les erreurs standards pour les quantités totales.	126
Figure IV.27. Quantités d'amidon, de sucres solubles, de protéines solubles et d'acides aminés des différents organes (feuilles, branches, tronc, grosses racines et racines moyennes et fines) pour le fourré (a), le gaulis (b) et la futaie (c), à la date de la maturité foliaire et de l'hiver 2012 (échelle peuplement).....	127
Figure IV.28. Répartition des quantités d'amidon au sein de la biomasse vivante de l'arbre dominant pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude (n = 31 arbres pour le fourré, n = 6 arbres pour le gaulis et n = 6 arbres pour la futaie).....	130
Figure IV.29. Répartition des quantités de sucres solubles au sein de la biomasse vivante de l'arbre dominant pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude (n = 31 arbres pour le fourré, n = 6 arbres pour le gaulis et n = 6 arbres pour la futaie).....	131
Figure IV.30. Répartition des quantités d'amidon au sein de la biomasse vivante du peuplement pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude.....	134
Figure IV.31. Répartition des quantités de sucres solubles au sein de la biomasse vivante du peuplement pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude.....	135
Figure IV.32. Répartition des quantités de protéines solubles au sein de la biomasse vivante de l'arbre dominant pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude (n = 31 arbres pour le fourré, n = 6 arbres pour le gaulis et n = 6 arbres pour la futaie).....	138
Figure IV.33. Répartition des quantités de acides aminés au sein de la biomasse vivante de l'arbre dominant pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude (n = 31 arbres pour le fourré, n = 6 arbres pour le gaulis et n = 6 arbres pour la futaie).....	139
Figure IV.34. Répartition des quantités de protéines solubles au sein de la biomasse vivante du peuplement pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude.....	142
Figure IV.35. Répartition des quantités d'acides aminés au sein de la biomasse vivante du peuplement pour les trois classes d'âge et pour chaque modalité d'étude.....	143
Figure V.1. Schématisation de l'allocation du C à la croissance et aux réserves durant la saison de végétation pour les jeunes branches des arbres du fourré et de la futaie.....	170
Figure V.2. Différences de stratégie d'allocation du C entre les arbres du fourré et de la futaie.....	171

Figure A.1. LMA moyen (A), masse moyenne d'une feuille de lumière (B) et surface moyenne d'une feuille de lumière (C) pour les arbres du fourré (rond noir), du gaulis (rond blanc) et de la futaie (losange noir). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 11 arbres).....	202
Figure A.2. Teneurs surfacique (A) et massique (B) en chlorophylle foliaire pour les arbres du fourré (rond noir), du gaulis (rond blanc) et de la futaie (losange noir). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6 arbres).	203
Figure A.3. Rapport C/N foliaire pour les arbres du fourré (rond noir), du gaulis (rond blanc) et de la futaie (losange noir). Les barres verticales représentent les erreurs standards (n = 6 arbres).....	204
Figure A.5. Teneur en polyphénols épidermiques (EPhen) des feuilles pour les arbres du fourré (rond noir), du gaulis (rond blanc) et de la futaie mature (losange noir). Les barres représentent les erreurs standards (n = 6 arbres).	205
Figure A.6. Incrément en diamètre de tronc pour les arbres du fourré (rond noir) (n = 31 arbres), du gaulis (rond blanc) (n = 25 arbres) et de la futaie (losange noir) (n = 70 arbres). Les barres verticales représentent les erreurs standards.....	206
Figure A.7. Incrément en hauteur totale de l'arbre pour les arbres de la futaie (losange noir) (n = 70 arbres), du gaulis (rond blanc) (n = 25 arbres) et du fourré (rond noir) (n = 31 arbres). Les barres représentent les erreurs standards.	206
Figure 1. Concentrations of carbon non structural compounds (C-NSC) in 2011-branches (A), 2010-branches (B) and roots (C) expressed in % Dry Matter (DM), for saplings (white), poles (light grey) and mature trees (dark grey). For each age category, plain color represents soluble sugar concentration expressed in % DM and striped color represents starch concentration expressed in % DM. Vertical bars are standard errors of the mean of C-NSC values (n= 6). Letters correspond to results of date HSD Tukey test within each age category, for soluble sugar concentration (upper line), and starch concentration (lower line). Different letters indicate significant differences between dates within each age category ($P < 0.05$). At each date, significant difference between at least one age category (HSD Tukey test) is noticed by "*" ($P < 0.05$) and non significant effect by "-", for soluble sugar concentration (upper line), and starch concentration (lower line).	245
Figure 2. Concentrations of nitrogen non structural compounds (N-NSC) in 2011-branches (A), 2010-branches (B) and roots (C) expressed in % Dry Matter (DM), for saplings (white),	

poles (light grey) and mature trees (dark grey). For each age category, plain color represents amino acid concentration expressed in % DM and striped color represents soluble protein concentration expressed in % DM. Vertical bars are standard errors of the mean of N-NSC values ($n = 6$). Letters correspond to results of date HSD Tukey test within each age category, for amino acid concentration (upper line), and soluble protein concentration (lower line). Different letters indicate significant differences between dates within each age category ($P < 0.05$). At each date, significant difference between at least one age category (HSD Tukey test) is noticed by "*" ($P < 0.05$) and non significant effect by "-", for amino acid concentration (upper line), and soluble protein concentration (lower line). 245

Figure IV.A.8. Concentrations en amidon (A) et en sucres solubles (B) de l'aubier du tronc (noir) et du phloème du tronc (gris clair) des arbres de la futaie mature. Les barres verticales représentent les erreurs standards ($n = 6$). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date pour chaque catégorie. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). 251

Figure IV.A.9. Concentrations en amidon (A) et en sucres solubles (B) de l'aubier des grosses racines (noir) et du phloème des grosses racines (gris clair) des arbres de la futaie. Les barres verticales représentent les erreurs standards ($n = 6$). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date pour chaque catégorie. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). 252

Figure A.10. Concentrations en protéines solubles (A) et en acides aminés (B) de l'aubier du tronc (noir) et du phloème du tronc (gris clair) des arbres de la futaie. Les barres verticales représentent les erreurs standards ($n = 6$). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). 253

Figure A.11. Concentrations en protéines solubles (A) et en acides aminés (B) de l'aubier des grosses racines (noir) et du phloème des grosses racines (gris clair) des arbres de la futaie. Les barres verticales représentent les erreurs standards ($n = 6$). Les lettres correspondent aux résultats des tests HSD-Tukey pour l'effet de la date d'échantillonnage pour chaque classe. Des lettres différentes correspondent à des valeurs significativement différentes ($p < 0.05$). 254

Tableau II.1. Caractéristiques physico-chimiques et textures des horizons du sol de la forêt de Barbeau (Chemidlin-Prevost-Bouré, 2008).	34
Tableau II.2. Caractéristiques des peuplements étudiés. Hauteur totale moyenne, circonférence de tronc moyenne au 18 mars 2011, masse foliaire par unité de surface maximale (LM _{Amax}) moyenne des arbres co-dominants et dominants et indice de surface foliaire (LAI) des trois parcelles d'étude. Les erreurs standards sont indiquées entre parenthèses. Toutes les données réfèrent au chêne sessile (n = 31 arbres pour le fourré, 25 pour le gaulis et 70 pour la futaie).	36
Tableau II.3. Date de l'inventaire, nombre d'arbres inventoriés et surface de sol inventoriée pour les trois parcelles	36
Tableau II.4. Paramètres utilisés et R ² des équations utilisées pour estimer les hauteurs totales de l'arbre pour chaque classe d'âge d'arbre.	37
Tableau II.5. Classification du développement des bourgeons selon les différents stades définis.	40
Tableau II.6. Dates des 7 stades phénologiques clés retenues pour les analyses sur les arbres échantillonnés.	45
Tableau III.1. Analyses de variance de l'effet de la classe d'âge d'arbre, de la date d'échantillonnage et de l'interaction de ces deux facteurs sur les concentrations en amidon, sucres solubles, protéines solubles, acides aminés, TNC et TNNC des branches n-1, des branches n et des racines moyennes et fines. Les valeurs en gras indiquent des effets significatifs.	52
Tableau IV.1. Circonférence moyenne et écart-type (en cm) des arbres ayant servi à établir les relations allométriques pour estimer les biomasses (abattus), des arbres dont le diamètre du tronc a été mesuré régulièrement au cours de l'expérimentation (suivis) et des arbres échantillonnés pour les dosages des composés carbonés et azotés (échantillonnés) pour les trois peuplements.	82
Tableau IV.2. Biomasse totale (B_a pour l'arbre, B_p pour le peuplement), biomasse ligneuse, biomasse du tronc, biomasse des branches et biomasse des grosses racines de l'arbre dominant et du peuplement pour les trois classes d'âge, aux deux dates d'échantillonnage. Les valeurs entre parenthèses pour l'échelle de l'arbre correspondent aux erreurs standards (n = 31 arbres pour le fourré, 6 arbres pour le gaulis et 6 arbres pour la futaie).	108

Tableau IV.3. Pourcentage moyen entre les deux dates d'étude de biomasse vivante de chaque organe ligneux de l'arbre pour chaque classe d'âge.	110
Tableau IV.4. Analyses de variance de l'effet de l'âge de l'arbre dominant, pour les deux dates d'étude, sur la biomasse de feuilles, la biomasse vivante de branches, la biomasse de branches n, la biomasse de branches n-1, la biomasse vivante de branches âgées de plus de 2 ans (branches +2 vivantes), la biomasse vivante du tronc, la biomasse d'aubier, de phloème, la biomasse vivante de racines totale (Racines vivantes _t), la biomasse vivante de grosses racines et la biomasse des racines moyennes et fines.	110
Tableau IV.5. Répartition de la biomasse de l'arbre dominant (B_a) entre les différents organes pour les trois classes d'âge et pour les trois modalités d'étude (A : tous les organes, y compris les feuilles, à la maturité foliaire ; B : sans les feuilles ; C : organes ligneux uniquement). En absence d'effet significatif de la date d'étude, les données présentées pour les modalités (B) et (C) correspondent aux pourcentages moyens des deux dates d'étude (maturité foliaire et hiver 2012).	116
Tableau IV.6. Répartition de la biomasse du peuplement (B_p) entre les différents organes pour les trois classes d'âge et pour les trois modalités d'étude (A : tous les organes, y compris les feuilles, à la maturité foliaire ; B : sans les feuilles ; C : organes ligneux uniquement). En absence d'effet de la date d'étude, les données présentées pour les modalités (B) et (C) correspondent aux pourcentages moyens des deux dates d'étude (maturité foliaire et hiver 2012).	118
Tableau IV.7. Quantités moyennes de TNC et TNNC (en g/arbre) au sein de la biomasse vivante des différents organes de l'arbre dominant pour les trois classes d'âge et aux deux dates d'étude. Les nombres entre parenthèses correspondent aux erreurs standards.	122
Tableau IV.8. Quantités moyennes de TNC et TNNC (en g/m ²) au sein de la biomasse vivante des différents organes du peuplement pour les 3 classes d'âge et aux deux dates d'étude.	124
Tableau IV.9. Analyses de variance de l'effet du compartiment sur la proportion de réserves au sein de la biomasse vivante pour les trois classes d'âge et les trois modalités d'étude. ...	128
Tableau IV.10. Analyses de variance de l'effet de la date d'échantillonnage, de la classe d'âge d'arbre et de l'interaction entre ces deux facteurs sur les contributions des quantités de composé carboné de chaque compartiment de l'arbre aux quantités de composés totales de l'arbre pour la modalité (B).	132

Tableau IV.11. Analyses de variance de l'effet de la date d'échantillonnage, de la classe d'âge d'arbre et de l'interaction entre ces deux facteurs sur les contributions des quantités de composé azoté de chaque compartiment de l'arbre aux quantités de composés totales de l'arbre pour la modalité (B).	140
Table 1. Average forestry characteristics for each plot in 2011: humus type, soil depth to the soil gley accumulation horizon, mean tree age, mean dominant tree height and circumference in March 2011, mean maximum Leaf Mass Area (LMA), mean maximum leaf area index (LAI), mean density (D), dates of start and end of wood growth. Standard errors are indicated between brackets (n=6). All tree data refer to sessile oak.	248
Table 2. Sampling date according to phenological key stages.	249
Table 3. Analyses of variance of date, age and interaction effect factors on starch, soluble sugar, protein, amino acid, C-NSC and N-NSC concentrations in 2010-branches, 2011-branches and roots. Values in bold indicate significant effects ($P < 0.05$). df is the degree of freedom, and F is the ratio of the variance between groups to the variance within groups. ..	250

In order to progress in the comprehension of tree carbon and nitrogen functioning, this work studies tree age effects on seasonal changes and quantities of carbon and nitrogen reserves.

This study was performed *in situ* in a chronosequence of three different ages of sessile oaks (8, 20 and 150 years old). Seasonal dynamics of carbon and nitrogen compound concentrations was studied for one year in young branches and fine and medium roots, at key phenological and growth stages. The reserve quantification was possible thanks to the estimation of the living biomass of the tree different organs. The study of age effects on carbon and nitrogen reserve quantities and their distribution within the tree biomass was realized at the dominant tree scale and the stand scale.

Seasonal dynamics of carbon reserve formation changes with ageing. Young trees allocate preferentially C to growth; C storage begins only after the end of foliar growth (and potentially of wood growth). In mature trees, growth and storage occur at the same time during the vegetative period. Seasonal dynamics of nitrogen reserves is overall not different between the three age classes: the minimum nitrogen reserve is observed in summer and the maximum one after yellowing. Mature trees have higher amino acid concentrations, which could be explained by a higher fine root biomass and a higher mycorrhization rate at mature stage, allowing a better soil exploration and mineral nutrient.

Carbon and nitrogen reserve quantities of the dominant tree and stand increase within age. Reserve distribution mainly depends on the living biomass distribution between the different organs. Stem stocks the majority of tree and stand carbon and nitrogen reserves for the three age classes. However carbon and nitrogen compound concentrations have an important effect on the reserve localization in tree because carbon and nitrogen reserve distribution can be different from the living biomass one. With this study, we show that carbon compound allocation to storage in coarse roots and branches increase progressively with tree age.

The results of this study highlight an evolution in C and N management with tree age.

Keywords: allocation, growth, phenology, non-structural carbohydrates, non-structural nitrogen compounds, remobilization, storage.

Dans le but de progresser dans la compréhension des fonctionnements carboné et azoté des arbres, ce travail a consisté à étudier les effets de l'âge sur les dynamiques saisonnières ainsi que sur les quantités des réserves carbonées et azotées de l'arbre.

Cette étude a été réalisée *in situ* chez une chronoséquence composée de trois classes d'âge de chênes sessiles (8, 20 et 150 ans). La dynamique saisonnière des concentrations en composés carbonés et azotés de réserve a été étudiée durant une année chez les jeunes branches et les racines moyennes et fines, en ciblant les points d'échantillonnage sur des dates phénologiques et de croissance clés de l'arbre. La quantification des réserves a été permise grâce à l'estimation des biomasses vivantes des différents organes de l'arbre. L'étude des effets de l'âge sur les quantités des réserves carbonées et azotées et leur répartition au sein de la biomasse a été réalisée à l'échelle de l'arbre dominant et à l'échelle du peuplement.

Avec l'âge, la dynamique saisonnière de formation des réserves carbonées est modifiée. Les jeunes arbres allouent préférentiellement le C à la croissance, le stockage n'ayant lieu qu'à la fin de la croissance des feuilles (et potentiellement du bois). Chez les arbres matures, la croissance et le stockage se font conjointement au cours de la saison de végétation. La dynamique saisonnière des réserves azotées n'est globalement pas différente entre les trois classes d'âge : le minimum des réserves est observé en été et le maximum après le jaunissement. Les arbres matures ont des concentrations en acides aminés plus importantes que les deux autres classes d'âge, ce qui pourrait être relié à une plus grande biomasse de racines fines et un plus fort taux de mycorhization au stade mature, permettant une meilleure exploration du sol et une meilleure nutrition minérale.

Les quantités de réserves carbonées et azotées de l'arbre dominant et du peuplement augmentent avec l'âge. La répartition des réserves dépend principalement de celle de la biomasse vivante entre les différents organes. Le tronc stocke ainsi la majorité des composés carbonés et azotés non structuraux de l'arbre et du peuplement, quel que soit l'âge. Toutefois, les concentrations en composés de réserve ont un effet non négligeable sur la localisation des réserves au sein de l'arbre car la répartition des réserves carbonées et azotées peut être différente de celle des biomasses vivantes. Par cette étude, nous mettons en évidence que l'allocation des composés carbonés non structuraux au stockage dans les grosses racines et les branches augmente progressivement avec l'âge de l'arbre.

Les résultats de cette étude permettent ainsi de montrer une évolution dans la gestion du C et de l'N avec l'âge de l'arbre.

Mots-clés : allocation, croissance, composés carbonés non structuraux, composés azotés non structuraux, phénologie, remobilisation, stockage.